Vergleichend quantitative Untersuchungen des Fortpflanzungsverhaltens brutpflegemono- und -dimorpher Tilapien (Pisces, Cichlidae)

RAIMUND APFELBACH

1968

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41545804_0087

Z O O L O G I E

Vergleichend quantitative Untersuchungen des Fortpflanzungsverhaltens brutpflegemono- und -dimorpher Tilapien (Pisces, Cichlidae)

Inaugural-Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades
der
Naturwissenschaftlichen Fakultät
der
Ludwig-Maximilians-Universität zu München
vorgelegt von

R a i m u n d A p f e l b a c h

Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie
Seewiesen und Erling-Andechs
1968

1. Referent:
Professor Dr. Dr. Konrad L o r e n z

2. Referent:
Professor Dr. Jürgen J a c o b s

Abschlußsitzung:
24.7.1968

DISSERTATIONS- UND FOTODRUCK FRANK · 8 München 13 · Telefon 597 397 [52 46 07]

Inhalt

		Seite
A	Einleitung	1
B	Material und Methode	2
C	Systematische Stellung und Beschreibung der vier Arten:	5
	1. Tilapia guineensis	6
	2. Tilapia mariae	6
	3. Tilapia galilaea	7
	4. Tilapia variabilis	8
D	Verhaltensuntersuchungen	
	I Substratbrüter	
	1. Allgemeines Verhalten	9
	2. Graben und Angriff	11
	3. Körperzittern	12
	4. Balz und Ablaichen	13
	5. Brutpflege	15
	II Maulbrüter	
	1. Allgemeines Verhalten	18
	2. Graben und Angriff	20
	3. Balz und Ablaichen	21
	4. Brutpflege	24
	III Zusammenfassender Vergleich	25
E	Vergleich mit den anderen Arten	26
F	Diskussion	29
G	Zusammenfassung	34
H	Filmverzeichnis	
I	Literaturnachweis	

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

A Einleitung

Die Familie Cichlidae ist nach ihrer Artenzahl eine der erfolgreichsten Knochenfischfamilien des Süßwassers. In Afrika und Amerika fand in den Flüssen und Seen eine ungeheure Aufsplitterung in zahlreiche Gattungen statt; in Asien ist sie durch die zwei Arten der Gattung Etroplus vertreten.
Darüber hinaus zeigen die Cichliden das wohl höchst entwickelte Sozialverhalten aller Fische, das nur noch mit dem staatenbildender Insekten oder hochentwickelter Säuger vergleichbar ist. Besonders deutlich wird das beim Brutpflegeverhalten. Alle Cichliden betreiben Brutpflege. Nach der Form der Brutpflege teilt man herkömmlicherweise die Cichliden in die ethologischen Gruppen der Substrat- und Maulbrüter ein.
Substratbrüter legen die Eier auf eine Unterlage und betreuen die Brut meist gemeinsam. Im Gegensatz dazu nehmen die Maulbrüter ihre Eier nach dem Laichen - im typischen Fall bereits während des Laichens - ins Maul und brüten die Jungen dort aus. In der Regel zeigt nur ein Geschlecht Maulbrutpflegeverhalten; bei den meisten Arten ist es das ♀.

Substratbrüter werden als sexualmonomorph und Maulbrüter als sexualdimorph angesehen (KOSSWIG 1947, 1960, 1963). WICKLER (1966) wies durch seine Untersuchungen an 45 Arten aus zusammen 23 Gattungen nach, daß dies nur für die typischen Vertreter beider ethologischen Gruppen gilt. Er schlug deshalb die weitaus genauere Klassifizierung in die Gruppen der Offenbrüter und Versteckbrüter vor, wobei letztere die Maulbrüter einschließen soll. Das Maulbrüten zählt dabei als besondere Form des Versteckbrütens. Offenbrüter sind monomorph, Versteckbrüter können mono- oder dimorph sein.

In der bestehenden Cichliden-Literatur findet man nur wenige Arbeiten, die das Verhalten einer einzigen Art vollständig behandeln (z. B. OHM 1958/59). Die Mehrzahl aller bisherigen Autoren beschäftigte sich bei Verhaltensuntersuchungen mit vergleichenden Beschreibungen (z. B. SEITZ 1940, 1941, OEHLERT 1958) oder qualitativen Untersuchungen einiger bestimmter Verhaltensweisen (z. B. PETERS 1937, KÜHME 1963, WICKLER 1962, ALBRECHT 1966). Für diese Fragestellungen waren quantitative Untersuchungen nicht nötig. Von bisher nur einer Cichlidenart haben wir eine genaue Analyse des Instinktverhaltens

(HEILIGENBERG 1963, 1964). Einen quantitativen Vergleich allein des Ablaichverhaltens mehrerer Tilapia-Arten liefert HEINRICH (1967). Leider stehen uns kaum Freilandbeobachtungen zur Verfügung, die mit den in Gefangenschaft gewonnenen Ergebnissen verglichen werden können. Lediglich KIRCHSHOFER (1953), COE (1966) und einige andere (BURCHARD, SJÖLANDER, ALBRECHT (mündl. Mitteilungen)) untersuchten im Freiland und in Gefangenschaft dieselben Arten.

Die Gattung Tilapia bietet sich besonders für eine Untersuchung der Differenzierungsreihe bekannter Richtung von Substrat- zu Maulbrütern an, da beide ethologische Gruppen mit vielen Arten vertreten sind. In dieser Arbeit soll das Fortpflanzungsverhalten sexualmono- und -dimorpher im Aquarium beobachteter Tilapien quantitativ dargestellt werden. Nur quantitative Untersuchungen erlauben feinere, bei qualitativen Beobachtungen nicht sichtbare Artunterschiede aufzuzeigen. Gleichzeitig sind eigene im Freiland gewonnene Ergebnisse berücksichtigt. Man darf hoffen, so eine genauere Kenntnis des Evolutionsganges von substrat- zu maulbrütenden Fischen zu erhalten.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Professor Dr. K. LORENZ danken, der mich diese Arbeit an seinem Institut ausführen ließ. Besonders sei Herrn Dr. W. WICKLER gedankt, der das Thema stellte und die Arbeit förderte. Weiterhin möchte ich Herrn Dr. W. HEILIGENBERG und vielen anderen für zahlreiche Anregungen und Kritik danken.

B Material und Methode

Während der letzten Jahre hielten und züchteten wir erfolgreich folgende elf Tilapia-Arten:

Substratbrüter	T.guineensis BLEEKER 1862
	T.mariae BOULENGER 1899
	T.zillii GERVAIS 1848
Maulbrüter in beiden Geschlechtern	T.galilaea ARTEDI 1758
	T.multifasciata GÜNTHER 1902
Maulbrüter im ♀-Geschlecht	T.alcalica HILGENDORF 1905
	T.grahami BOULENGER 1912
	T.macrochir BOULENGER 1912
	T.nilotica LINNAEUS 1758
	T.ruckwaensis HILGENDORF und PAPPENHEIM 1903
	T.variabilis BOULENGER 1906

Alle substratbrütenden Arten stammten aus Gefangenschaftsnachzuchten; die Maulbrüter waren bis auf macrochir frische Freilandfänge. Belegexemplare der verschiedenen Arten befinden sich in der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates, München, Beleg-No. SMM 23554 - 61 und 23597 - 99 und im Senckenberg Museum, Frankfurt/M., Beleg-No. SMF 8579 - 82 und 8837 - 40.

Die Tiere lebten in konstant belüfteten und gefilterten Aquarien bei einer Temperatur von 25° - 27°C; der pH-Wert lag bei etwa 7. Beleuchtet wurde von 6.30 bis 20.30 Uhr, eine schwache Raumbeleuchtung ersetzte morgens von 5.45 bis 6.30 und abends von 20.30 bis 21.15 Uhr die Dämmerung. Um möglichst konstante Bedingungen einzuhalten, befanden sich die Tiere bei den quantitativen Beobachtungen in Becken von 150 cm x 70 cm x 45 cm. Vor Beginn einer Versuchsserie hielt ich sie in Isolationsbecken von 40 cm x 40 cm x 30 cm. Weiterhin standen für qualitative Beobachtungen noch Becken von 100 cm x 35 cm x 50 cm und 600 cm x 100 cm x 100 cm zur Verfügung.
Als Futter dienten Tetra-Min, Bio-Min, lebende Tubifex, Mückenlarven, Daphnien und Würmer. Jungtiere erhielten zusätzlich lebende Artemien-Nauplien. Gefüttert wurde in der Regel nur nach den Beobachtungen - zumindest lagen zwischen Füttern und Beobachten zwei Stunden.

Von allen Arten wurden qualitative Ethogramme aufgenommen und miteinander verglichen. Von acht Arten zeigen 30 Filme (siehe Filmverzeichnis) den Kampf der ♂♂, Balz, Laichablage und Brutpflege. Damit sind zum erstenmal alle in einem quantitativen Vergleich ausgewerteten Verhaltensweisen dokumentarisch im Film festgehalten und veröffentlicht.
Danach wählte ich vier Arten aus, die möglichst gut den vier möglichen Kombinationen von Substrat- oder Maulbrütern und Mono- oder Dimorphismus der Geschlechter entsprachen (Abb. 1).

	Monomorph	Dimorph
Substratbrüter	guineensis	mariae
Maulbrüter	galilaea	variabilis

An diesen vier Arten zählte ich zu konstanten Tageszeiten viele Balz- und Brutpflegeverhaltensweisen, und wertete dann diejenigen Bewegungen aus, die quantitative inner- und zwischenartliche Unterschiede angeben und an ihrer Formkonstanz eindeutig wiederzuerkennen waren.
Quantitative Protokolle von diesen vier Arten von über 1000 Stunden

liegen vor; bei allen Arten zusammen beobachtete ich etwa 3000 Stunden.
Zu den Zählungen befanden sich zwei ♂♂ und drei ♀♀ derselben Art in einem Becken, das mehrere Steine und Pflanzen enthielt, um eine möglichst natürliche Umgebung zu schaffen.
Vom ersten Versuchstag an protokollierte ich täglich fünfmal für eine halbe Stunde Balz- bzw. Brutpflegeverhaltensweisen über einen "Esterline Angus 20 Tastenschreiber" auf einen mit konstanter Geschwindigkeit laufenden Papierstreifen. Farbveränderungen konnten nicht quantifiziert werden. Verschiedene Färbungen zeigen jedoch die Stimmung eines Tieres an und müssen daher bei einer qualitativen Verhaltensanalyse berücksichtigt werden.
In den graphischen Darstellungen des "Fächelns" der Arten mariae und guincensis berücksichtigte ich nur die Paare, die zur selben Uhrzeit ablaichten (bis auf ± 0,5 Stunden genau) und bei denen die Temperatur über die Beobachtungszeit konstant 27°C war. Beachten muß man ferner - was sich erst im Laufe der Untersuchungen herausstellte -, daß die "Fächelfrequenz" nicht vom Geschlecht, sondern von der Größe der Tiere abhängt. Kleine Fische fächeln schneller als große, d. h. sie bewegen die schlagenden Flossen schneller. Bei den Frequenzanalysen zählte ich sämtliche Fächelbewegungen, die während 30 Minuten ausgeführt wurden und ermittelte daraus die Anzahl der Schläge pro 100 Sekunden.
Unterschiede in Körpergröße, Flossenlänge und Kopfform zwischen den Geschlechtspartnern einer Art sind durch allometrisches Wachstum bedingt (KRALER 1958). Für die Sicherung eines äußeren Geschlechtsdimorphismus genügt es deshalb außer etwa vorhandenen Farbunterschieden, die Wachstums- bzw. Größendifferenz zwischen ♂♂ und ♀♀ anzugeben.

BURCHARD und SJÖLANDER berichteten mir über das Freilandverhalten von mariae in Nigeria (mündl. Mitteilungen). Nach Abschluß meiner Arbeit vermittelte mir Herr Dr. WICKLER ein Stipendium nach Israel und Ost-Afrika zur Beobachtung einiger untersuchten Arten im Freiland. In Israel beobachtete ich galilaea und studierte die Ökologie dieses Fisches. In Afrika beobachtete ich variabilis und die Sodaseebewohner alcalica und grahami.

Die Verhaltensweisen sind nach Möglichkeit so wie bei anderen Autoren benannt.

- - - - - - - - - - - - - - -

Für die Übersendung von Fischen sei gedankt: Herrn Direktor SCHRÖDER

(Aquarium Berlin), Herrn Professor RUWET (Universität Lüttich), Herrn Dr. WELCOMME (EAFFRO, Jinja), der Firma Kluge und Behrendt (Hamburg) und meinem Kollegen Herrn Dr. ALBRECHT (Seewiesen). Weiterhin möchte ich Frau Dr. TREWAVAS (London) und Herrn Dr. THYS VAN DEN AUDENAERDE (Tervuren) für die Bestimmung der Arten danken.

C Systematische Stellung und Beschreibung der vier Arten

Die meisten Kennzeichen der Gattung Tilapia können ohne Sektion nicht oder nur sehr schwer überprüft werden. Die hier erwähnten taxonomischen Angaben stammen von GREENWOOD (1957), THYS VAN DEN AUDENAERDE (1962) und TREWAVAS (1966).

Charakteristisch für die Gattung sind dünne Schuppen mit hinten abgerundetem Rand (zykloide Form); sie dienen als wichtigstes Gattungsmerkmal. Junge Tilapien kann man darüber hinaus am sog. "Tilapien-Fleck" erkennen, einem großen schwarzen oder schwarz umrandeten Fleck auf dem weichen Teil der Rückenflosse. Auch an ausgewachsenen Tieren ist dieses Kennzeichen in bestimmten Stimmungen sichtbar. Allerdings kommt auch bei anderen afrikanischen Cichlidengattungen ein Fleck in ähnlicher Form vor.
Nach der Anzahl der Siebfortsätze am unteren Teil des vorderen Kiemenbogens und der Beschaffenheit des Pharyngealknochens teilt man diese Gattung in folgende drei Untergattungen ein:

1. Tilapia 2. Sarotherodon 3. Neotilapia

In der Untergattung Tilapia gibt es niemals mehr als 12 Siebfortsätze am unteren Teil des vorderen Kiemenbogens. Die Schneide des Pharyngealknochens ist normalerweise kurz. Alle Arten dieser Untergattung, deren Brutpflegeweise bis jetzt bekannt ist, gehören zu den Substratbrütern. Nur der Substratbrüter mariae hat 12 - 15 statt nur 12 Siebfortsätze.
Zur Untergattung Sarotherodon gehören alle Arten mit einer relativ hohen Zahl von Siebfortsätzen (13 - 28) und einer langen Schneide des unteren Pharyngealknochens. Die äußeren Zähne sind zweispitzig. Alle bisher bekannten Arten, die diese Charakteristika besitzen, sind Maulbrüter.
Von der Untergattung Neotilapia ist bisher nur eine Art beschrieben. Man weiß noch nichts über ihre Brutweise.

Tilapia guineensis

Zur Meßzeit im Alter von 10 - 12 Monaten besteht zwischen ♂♂ und ♀♀ ein Größenverhältnis von 1,1 : 1 (Abb. 2). Ein auffallender Größenunterschied zwischen ♂ und ♀ eines Paares besteht nicht.

Jungtiere zeigen auf dem Bauch eine silbrig blasse, auf Rücken und Kopf eine gelbgrüne Grundfärbung. Unterlippe, Kehle und Brust sind weiß, die Rücken- und Schwanzflosse gräulich bis durchsichtig. Der Tilapien-Fleck ist stimmungsabhängig sichtbar. Am Oberrand der Rükkenflosse befinden sich einige hellere Längsstreifen und Flecken. Die ebenfalls gräulichen After- und Bauchflossen tragen wie die Schwanzflosse einen dunklen Hinterrand. Die Brustflossen sind stets durchsichtig. Die meist helle Iris zeigt je nach Stimmung einen dunklen Augenstrich, der von hinten oben nach vorn unten läuft. Die Färbung der ausgewachsenen aber weder territorialen noch brutpflegenden Tiere weicht wenig von der der Jungen ab. Die Grundfärbung ist aber allgemein dunkler. Während der Balz zeigt die untere Hälfte der Schwanzflosse eine Gelbtönung. Kehle und Brust sind bei aggressiven und brutpflegenden Tieren schwarz gefärbt; seitlich davon ist eine schwache Rötung zu beobachten. Die Rücken- und Afterflosse haben einen durchscheinend blauen Saum. Der Tilapien-Fleck ist bei brutpflegenden Tieren sichtbar, durch die Iris läuft der schwarze Augenstrich.

Tilapia mariae

Zur Meßzeit im Alter von 10 - 12 Monaten besteht zwischen ♂♂ und ♀♀ ein Größenverhältnis von 1,3 : 1 (Abb. 3). Die Partner eines Paares sind deutlich verschieden groß.

Jungfische zeigen eine gelbliche Grundfärbung. Auf dem Bauch sind sie blasser, auf dem Rücken und gegen den Kopf zu gelbbraun. An beiden Körperseiten sind 7 - 9 schwarzbraune Querstreifen. Der Tilapien-Fleck ist stets deutlich.
Ausgewachsene mariae können im Gegensatz zu den meisten Tilapia-Arten ihre Färbung relativ rasch ändern. In dieser Beschreibung erwähne ich lediglich die wichtigsten Färbungen, ohne auf Zwischenstufen einzugehen.
Tiere, die in Schwärmen leben, haben das Jugendkleid mit den Querstreifen. Die Iris ist gelb bis orange.
Zum Ablaichen verlassen die Geschlechtspartner den Schwarm. Ihre Grundfärbung ist dann gelb, sie geht auf dem Rücken in grünlich

und auf dem Kopf in olivgrün über. In der Höhe der Mittellinie befinden sich zu beiden Seiten 5 - 6 große schwarze Flecken zwischen den ursprünglichen Querstreifen, die verschwinden. Die Flankenschuppen hinter den Kiemendeckeln unterhalb der Mittellinie haben einen roten Fleck in ihrer Mitte. Die gelbgrünlichen Flossen tragen weiße Punkte. Rücken- und Schwanzflosse haben einen weißen Saum, der bei den ♂♂ deutlicher ist. Die Brustflossen sind gelb bis durchsichtig, die Bauchflossen gelb und an ihrem vorderen Rand stets grau. Die rötlich gefärbte Iris hat einen schwarzen Augenstrich, der bei Grab- und Angriffsbewegungen über die Wange verlängert ist. Gleichzeitig damit geht eine schwache Querstreifung von den seitlichen schwarzen Punkten ausgehend auf den Rücken zu einher.
Die Farbintensität der Fische schwankt je nach Stimmung. Besonders stark ist sie bei brutpflegenden Tieren. Bei noch nicht jungeführenden Altfischen ist die Brustpartie weiß; bei jungeführenden jedoch schwarz, wie ebenfalls der vordere Rand der Bauchflossen. Der Tilapien-Fleck ist meist deutlich sichtbar.
Territoriale, jedoch im Kampf unterlegene Fische verlieren ihr Prachtkleid. Die Grundfärbung wird schmutzig-olivgrün. Die Querstreifung der Schwarmfische tritt auf, gleichzeitig verschwinden die seitlichen schwarzen Punkte teilweise. Der Augenstrich verschwindet, ebenso kann die Rotfärbung der Iris wieder in Gelb bis Orange übergehen.

Tilapia galilaea

Zur Meßzeit im Alter von 10 - 12 Monaten besteht zwischen den ♂♂ und ♀♀ keine Größendifferenz (Abb. 4). Auch die Partner eines Paares sind gleichgroß.

Die Grundfärbung junger und alter Tiere ist hellgelb-grün; ein wenig dunkler auf Rücken und Kopf. Auf beiden Seiten befinden sich zwei durch einzelne schwarze Flecken angedeutete Längsstreifen. Sie treten bei andere Fische angreifenden Tieren besonders stark hervor. Kehle, Brust und Bauch sind fast weiß, die Lippen rosa, die unpaaren Bauchflossen gelb transparent. Bei einzelnen aggressiven Tieren färben sich die Bauchflossen etwas grau. Der Tilapien-Fleck ist normalerweise bei allen Tieren sichtbar. Statt des bei Tilapien sonst üblichen einfachen Augenstrichs hat galilaea ein Augenkreuz, das auch je nach Stimmung mehr oder weniger sichtbar ist.

Tilapia variabilis

Zur Meßzeit im Alter von 10 - 12 Monaten besteht zwischen ♂♂ und ♀♀ ein Größenverhältnis von 1,3 : 1 (Abb. 5). Die Partner eines Paares sind verschieden groß.

Alle ausgewachsenen, fortpflanzungsfähigen ♂♂ haben an der Genitalpapille - unmittelbar hinter dem After - einen charakteristischen weißlichen Genitalanhang, der aus zwei Gewebefäden besteht, die mit dünnen Nebenfäden versehen sein können.

Jungtiere sind silbrig-grau gefärbt und haben einen deutlich sichtbaren Tilapien-Fleck. Auf beiden Körperseiten ziehen sich 8 - 10 dunkle Querstreifen über die Flanken und die Basis der Schwanzflosse hin.
Nicht brütende, ausgewachsene ♀♀ sind einförmig graugrün gefärbt, am Bauch jedoch weiß. Während des Ablaichens haben sie eine intensive Kontrastfärbung; Kehle, Bauch und Lippen sind dunkel. Auf der Körperoberseite ist eine Querstreifung angedeutet, zwischen den Augen sind zwei dunkle Streifen. Der Tilapien-Fleck fehlt wie bei allen ausgewachsenen ♂♂ und ♀♀. Die Iris ist rot mit einem angedeuteten dunklen Augenstrich. Nach dem Ablaichen und die nächsten Tage sind maulbrütende ♀♀ wie nicht brütende gefärbt. Ein brutpflegendes ♀ nimmt die freischwimmenden Jungen von Zeit zu Zeit wieder ins Maul zurück; es hat dabei eine starke Kontrastfärbung an den bereits genannten Stellen.
Bei den ♂♂ sind, je nach Fundort, verschiedene Balzkleidfärbungen möglich. Die ♂♂ aus dem Victoria-See, Jinja-Region, haben eine silbergraue Grundfärbung. Die unpaaren Flossen sind dunkelgrau bis schwarz, ebenfalls Brust, Bauch und Bauchflossen. Die Brustflossen sind transparent. Rücken- und Schwanzflosse tragen einige bis viele helle Tupfen. Die Rückenflosse hat einen weißen Saum und orange-rot gefärbte Stachelspitzen. Der Schwanzflossensaum ist rot, die Iris schwarz mit einem dunklen, über die Wange verlängerten Augenstrich. Die ♂♂ aus dem Orangi, einem Zufluß des Victoria-Sees, sind in der Grundfärbung wesentlich dunkler; Rücken- und Schwanzflosse haben einen intensiv roten äußeren Saum.

D Verhaltensuntersuchungen

I S u b s t r a t b r ü t e r

1. Allgemeines Verhalten

Guineensis lebt in West-Afrika von Senegal bis Angola, bevorzugt im Brackwasser der Küstenzone, doch auch im reinen Süßwassergebiet der Flüsse. Diese Art ist wie alle substratbrütenden Tilapien ein typischer Pflanzenfresser und daher besonders in pflanzenreichen Flußabschnitten zu finden.
Freilandbeobachtungen über das Verhalten liegen noch nicht vor; alle Angaben dieser Arbeit beruhen auf Aquarienuntersuchungen.
Unter den vorn genannten Bedingungen laichen ausgewachsene Tiere das ganze Jahr über ab. Ein Paar zieht im Laufe eines Jahres drei bis vier Bruten auf. Geht eine Brut verloren, produzieren die Tiere innerhalb von zwei bis drei Wochen ein kleineres Nachgelege.

Nicht balzende Tiere lassen sich ohne Schwierigkeiten zu mehreren in einem Becken halten. Sie bilden nur eine schwache Rangordnung aus.
Greift ein ♂ vermehrt Artgenossen an und beginnt zu graben, gesellt sich ihm bald ein ♀ zu und sie bilden ein Paar. Sie jagen und beißen andere Fische, graben heftig am Boden und gründen so ein Territorium, das sich bald über das ganze Becken (150 cm x 70 cm x 45 cm) erstreckt. Unmittelbar vor der Laichablage graben die Tiere intensiver und putzen Steine. Für das Gelege bevorzugen sie einen flachen, glatten Stein. In Höhlen oder ähnlichen Verstecken laichten sie bei uns nie ab. ♂ und ♀ bleiben auch nach der Laichablage zusammen und pflegen gemeinsam die Brut.
Wie lange die Bindung zwischen Jungen und Eltern einerseits und den Geschlechtspartnern andererseits besteht, läßt sich nicht mit Sicherheit sagen. Etwa im Alter von 6 - 8 Wochen - die Kinder sind etwa 1,5 cm groß - kümmern sich die Eltern nicht mehr um sie. Artgenossen und andere Fische werden dann kaum noch angegriffen. Ob die Geschlechtspartner zusammenbleiben, steht noch nicht fest. Vereinzelte Angriffe gegeneinander treten auf.

Mariae ist ebenfalls in West-Afrika beheimatet. Das Verbreitungsgebiet erstreckt sich vom Niger-Delta, Nigeria, bis zu den Küstenlagu-

nen und Flachwasserzonen der Elfenbeinküste im Süden von Kamerun. Die Fische halten sich dort in den Niederläufen der Süßwasserflüsse auf. Wie bei guineensis werden pflanzenreiche Gebiete und solche, die viele Versteckmöglichkeiten bieten, bevorzugt.
BURCHARD und SJÖLANDER (mündl. Mitteilungen) sowie WHITEHEAD (1962) beobachteten diese Art im Freiland; sie fanden das ganze Jahr über brütende Tiere.

Die Fische leben im Freiland in Schwärmen von 3 - 25 Individuen. Angaben über das Geschlechterverhältnis einer solchen Gruppe liegen nicht vor. Die Schwärme sind relativ ortstreu und können über mehrere Tage innerhalb derselben 50 Meter eines Flußabschnittes gefunden werden. Die Tiere sind gewöhnlich 15 - 20 cm lang, maximal bis zu 35 cm. Sämtliche Schwarmindividuen haben die bereits beschriebene Querstreifung. Fische, die sich wie beschrieben umfärben, sondern sich von den anderen ab und gründen Territorien von 2 - 3 Meter Durchmesser, in denen sie ablaichen. Brutpflegende Paare sind etwa alle 20 Meter zu finden. Das Gelege wird auf eine harte, versteckt-liegende Unterlage gelaicht. Fächelbewegungen wurden im sauerstoffreichen Wasser des Ethiop-Flusses, Nigeria, nicht beobachtet (Strömungsgeschwindigkeit bis 1,5 m/sec). Nur das ♀ steht am Gelege, während sich das ♂ in einer größeren Entfernung aufhält und gelegentlich andere Fische vertreibt. Nach 60 - 80 Stunden schlüpfen die Larven (Wassertemperatur von September bis Dezember 24,8°- 25,2°C). Die Eltern bringen sie dann in eine kleine Sandgrube, die höhlenartig unter Pflanzen gegraben wurde. Mit dem Aufschwimmen der Jungen gibt das Paar das feste Revier auf und die ganze Familie zieht geschlossen umher. Die Jungen verschiedener Bruten und Arten mischen sich oft miteinander. Es kann vorkommen, daß mariae-Altfische einen Jungfischschwarm von anderen Tilapia-Arten führen, in dem nur einige arteigene Jungfische sind.
Diese Freilanduntersuchungen stimmen mit meinen Aquarienergebnissen überein. Balzende Fische färben sich um, greifen Artgenossen an und graben viel. Es ist zunächst ein ♂, das mit der Reviergründung beginnt. Ihm gesellt sich ein ♀ zu und beide führen in Gegenwart des Partners Körperzitterbewegungen aus. Wenn die Möglichkeit besteht, laicht das ♀ die Eier an das Dach oder die Wand einer Höhle. Beide Altfische zeigen Brutpflegeverhalten, jedoch ist das ♀ wesentlich aktiver.

2. Graben und Angriff

Beobachtet man Cichliden in der Gruppe, so fällt die große Anzahl der Grab- und Angriffsbewegungen des dominanten Paares auf. Beide Bewegungen werden, wie ALBRECHT (1966) an Haplochromis-Arten nachwies, nach dem Fressen in gesteigertem Maß ausgeführt. Preß- und Grabbewegungen können fließend ineinander übergehen. Grabbewegungen, bei denen die Tiere in das Substrat beißen, Sand aufnehmen und ihn eine kurze Strecke wegtragen, ohne darauf zu kauen, bezeichnet man als "Graben" im engeren Sinn. Diese Grabbewegungen stehen bei Pelmatochromis mit der Angriffsbereitschaft in Beziehung (HEILIGENBERG 1964, 1965).
Ein territorialer Fisch greift zunächst alle anderen Fische an. Sind keine Beißobjekte sichtbar oder in unmittelbarer Nähe, so führt das Tier die oben beschriebenen Grabbewegungen aus.

Um dies näher zu untersuchen, protokollierte ich an drei dominanten Paaren der Arten guineensis und mariae jeweils fünfmal für 30 Minuten alle Angriffsbewegungen gegenüber Artgenossen und die Grabbewegungen. Aus mehreren so gewonnenen Tageszählungen griff ich den fünften Tag vor der Laichablage heraus und verglich die Ergebnisse beider Arten.

Paßt man die Größe der Zeitintervalle der Dauer der Bereitschaftsschwankungen eines Tieres in etwa an, so läßt sich an Hand von Häufigkeitsdiagrammen sagen, ob eine Korrelation zwischen zwei Bewegungen besteht und welches Vorzeichen sie hat (HEILIGENBERG 1964).
Stellt man bei beiden Arten den Angriffsbewegungen die Grabbewegungen gegenüber, die während fünf Minuten ausgeführt wurden, ergibt sich eine negative Korrelation zwischen beiden. Während eines Tages sind sie jedoch positiv zueinander korreliert (Abb. 6). Die Summe beider Verhaltensweisen pro Tag ist nicht konstant, sondern durch das Allgemeinverhalten der Tiere bestimmt.

Guineensis: Betrachtet man den Tageswert (fünf halbstündige Messungen) der Grab- und Angriffsbewegungen vom fünften Tag vor der Laichablage bis zum zwölften Tag nach der Laichablage, so ergibt sich folgendes Bild:
Die Geschlechtspartner führen mehr Grab- als Angriffsbewegungen aus; vom Ablaichtag an gräbt das ♀ mehr als das ♂, das ♂ führt mehr Angriffsbewegungen aus als das ♀. Die G e s a m t s u m m e beider Bewegungen zeigt für die genannte Zeit einen typischen Verlauf.

Vor dem Ablaichtag sind die ♂♂ aktiver als die ♀♀, danach sind sie gleich aktiv. Die Gesamtsumme geht beim Aufschwimmen der Jungen (7. Tag nach der Laichablage) zurück (Abb. 7).

Mariae: Die entsprechende G e s a m t s u m m e n k u r v e beider Bewegungen über die oben genannte Zeit zeigt folgendes: Die ♂♂ sind vor der Laichablage aktiver als die ♀♀, danach sind die ♀♀ aktiver (Abb. 7).

3. Das Körperzittern

Alle bekannten substratbrütenden Tilapien zeigen vor der Laichablage in bestimmten Situationen ein eigentümliches Körperzittern. Es ist jedoch arttypisch etwas verschieden.

Bei guineensis (Abb. 8) führen ♂♂ und ♀♀ diese Bewegung in Gegenwart des Geschlechtspartners aus, ohne daß dazu eine besondere Stellung zueinander notwendig ist. Der zitternde Fisch geht von der waagerechten in eine annähernd senkrechte, kopfabwärts gerichtete Körperhaltung über. Der Schwanz führt die größte Amplitude aus. Junge Tiere, die zum erstenmal miteinander ablaichen, sind bewegungsaktiver als alte, die schon oft miteinander ablaichten. Die Abnahme der Anzahl der Körperzitterbewegungen pro Tag ist bei einem Paar von der ersten zur zweiten Laichablage auffallend:

Tage vor der Laichablage	1. Fortpflanzungszyklus		2.	
	♂	♀	♂	♀
-5	94	45	2	7
-4	183	45	3	4
-3	183	69	6	5
-2	215	96	7	7
-1	292	99	24	12

Diese Bewegung wird mit Heranrücken der Laichablage häufiger ausgeführt. Die Bewegungszunahme dauert bei den ♀♀ länger als bei den ♂♂, ist dann aber auffälliger. Während der Laichablage tritt diese Bewegung nicht auf, wohl aber wieder danach.
Ein Angriff des Partners wird vom Angegriffenen mit dieser Körperzitterbewegung abgebremst.

Bei mariae (Abb. 8) führen ♂♂ und ♀♀ ebenfalls diese Bewegung aus. Bei niederer Intensität bleiben die Tiere in der waagerechten Kör-

perstellung. Mit zunehmender Intensität gehen sie in die senkrechte, kopfabwärts gerichtete Körperhaltung über. Die größte Amplitude verlagert sich dabei vom Schwanz in den Kopf (Kopfzittern). Die Zunahme dieser Bewegungen pro Tag findet bei den ♂♂ kürzere Zeit vor der Laichablage statt und ist deutlicher als bei den guineensis-♂♂.
Auch die ♀♀ zeigen im Gegensatz zu den guineensis-♀♀ längere Zeit vor der Laichablage kaum Körperzitterbewegungen. Nach der Laichablage tritt diese Bewegungsweise nicht mehr auf.
Zwischen den untersuchten jungen und alten Paaren bestand kein deutlicher Unterschied.

4. Balz und Ablaichen (Filme E 924, E 925, E 1154)

Als Balz bezeichnet man im allgemeinen die Zeit vor der Laichablage, in der sich die Geschlechtspartner gegenseitig stimulierend beeinflussen. Ein fest definierter Anfangspunkt ist nicht vorhanden, wohl aber ein Endpunkt: die Ei- und Sperma-Abgabe.
Alle ♂♂ und ♀♀ substratbrütender Tilapia-Arten zeigen bei der Balz dieselben Bewegungen; zwischenartliche Unterschiede sind lediglich quantitativer Natur. Diese Bewegungen sind:

a) Vorbeischwimmen am Partner
b) Führungsschwimmen
c) Körperzittern in Gegenwart des Partners
d) Graben
e) Steinputzen

Unmittelbar vor der Laichablage sind die Bewegungen c) und e) besonders zahlreich. Aus dem Steinputzen entwickeln sich in fließendem Übergang Scheinlaichbewegungen (Laichbewegungen ohne Ei- bzw. Sperma-Angabe). Echte Laichbewegungen folgen bald darauf.

a) Vorbeischwimmen am Partner: Während der ersten Tage nach dem Zusammensetzen schwimmt ein Fisch (meist das ♂) auf den Partner zu, führt einige heftige Schwanzschläge vor ihm aus und schwimmt dann weiter. Unmittelbar vor der Laichablage tritt diese Verhaltensweise nicht mehr auf.

b) Führungsschwimmen: Mit zunehmender Balzaktivität folgen die Tiere einander und schwimmen auf den Boden. Dort beginnen sie zu graben oder Steine zu putzen.

c) Körperzittern in Gegenwart des Partners: Für guineensis und mariae ist diese Verhaltensweise bereits besprochen. Sie ist bei anderen Arten wenig abgewandelt.

d) Graben: Territoriale Fische graben an verschiedenen Plätzen. Vor der Laichablage konzentrieren sie sich auf die unmittelbare Umgebung des zukünftigen Laichplatzes.

e) Steinputzen: Diese Bewegung ähnelt den Freßbewegungen, wie sie auf einer Unterlage ausgeführt werden. Mit schnellen raspelnden Bewegungen säubert der Fisch das Substrat.

Von guineensis beobachtete ich über 20 Laichablagen. Balzende Fische zeigen die Sexualfärbung. Sie greifen Artgenossen und andere Fische heftig an und beginnen vereinzelt Steine zu putzen. Häufig führen sie gemeinsam Körperzitterbewegungen aus. Die Grabaktivität nimmt bis zum Ablaichen zu. Kurze Zeit vor der Laichablage putzt das ♀ ununterbrochen am zukünftigen Laichplatz. Die Putzbewegungen des ♀ gehen schließlich in ein Gleiten über das Substrat über, es sucht immer mehr Kontakt mit der Unterlage. Bei Scheinlaichbewegungen schwimmt es für einige Sekunden dicht über den Stein und preßt die stark verdickte Genitalpapille auf diesen. Nach einigen Minuten treten die ersten Eier aus der Legeröhre. Vor der Abgabe einiger Eier tippt das ♀ mit dem Maul auf das Substrat.

Die Eier sind tarnfarben grau bis olivgrün und 1,5 - 1,7 mm lang. ♀♀ von 12 - 13 cm Totallänge legen 1500 - 2800 Eier pro Gelege (10 Messungen). Die Eier haben einen gut entwickelten Haftapparat (v. KRAFT und PETERS 1963).

Bereits während der Laichablage tritt die Brutpflegefärbung mit dem schwarzen Bauch beim ♀ auf.
Auch wenn das ♀ mit der Eiabgabe begonnen hat, führt das ♂ zunächst noch keine Besambewegungen aus. Es ist äußerst aggressiv gegen andere Fische und greift sie ununterbrochen an. Nur wenn keine Beißobjekte sichtbar sind, schwimmt das ♂ zum Laichplatz und streicht absamend über das Gelege. Nach Ende der Eiabgabe führen ♂ und ♀ noch längere Zeit Laichbewegungen aus. Die Laichablage dauert 50 - 80 Minuten.
Bei isolierten Paaren dieser Art ist der Ablaichvorgang ähnlich dem von isolierten zillii's und entspricht dem Tholloni-Typ (HEINRICH 1967).

Bei mariae beobachtete ich mehr als 30 Laichablagen. Die Balz dieser Art entspricht weitgehend der von guineensis. Das ♂ ist jedoch wesentlich aggressiver als das ♀. Die Tiere zeigen ebenfalls Sexualfärbung. Mit Vorliebe halten sie sich in Höhlen oder ähnlichen Verstecken auf; dort putzt das ♀ intensiv Steine, vor allem das Höhlendach.
Die Laichablage geschieht in einer für Tilapien unerwarteten Weise. Das ♀ dreht sich schon beim Putzen des Höhlendachs immer mehr in Rückenlage und schwimmt, mit dem Bauch dem Stein zugewandt, an diesem entlang. Bei jeder Rückenlage sucht das ♀ engeren Kontakt mit dem Stein bis es mit ihm in Berührung kommt und Scheinlaichbewegungen ausführt. Wenig später treten die ersten Eier aus der Legeröhre (Abb. 10). Bei jedem Schub legt das ♀ 8 - 20 Eier. Nach 30 - 50 Minuten ist das Gelege vollständig.

Die Eier sind tarnfarben grau und etwa 1,9 - 2,2 mm lang. Die Eier haben einen gut entwickelten Haftapparat. ♀♀ von ca. 15 cm Totallänge haben 1000 - 2000 Eier pro Gelege.

Das ♂ besamt die Eier mit schnellen gleitenden Bewegungen, ebenfalls in Rückenlage, bei isolierten Paaren regelmäßig, in Gegenwart anderer Fische greift es diese heftig an und besamt sehr selten.

5. Brutpflege (Filme E 1133, E 1155)

Wir kennen zwei Verhaltensweisen, die für die Brutpflege bis zum Aufschwimmen der Jungen charakteristisch sind: das Lutschen an den Eiern und das Fächeln am Gelege.
Schon gegen Ende des Laichakts beginnen Tilapia-♀♀ behutsam an den Eiern zu lutschen. Sie saugen vorsichtig mit dem Maul in zügiger Folge über das Gelege; schlecht haftende Eier lösen sich dabei und werden gefressen. Beim Lutschen führt ein Tier mehrere, bis zu 20 Saugbewegungen hintereinander aus.
Beim Fächeln steht das Tier unmittelbar am oder über dem Gelege und bewegt eine Brustflosse verstärkt nach vorn. Mit den medianen Flossen, die ebenfalls verstärkt schlagen, gleicht der Fisch die dabei entstehende Drehbewegung aus. Hängt das Gelege am Dach einer Höhle, so fächeln die Tiere in Rückenlage.

Guineensis: Ich protokollierte 18 Brutpflegezyklen quantitativ. Die Brutpflegefärbung tritt beim ♀ bereits während der Laichablage auf, beim ♂ erst nach der Laichablage.

Brutpflegende Tiere sind sehr aggressiv gegenüber Artgenossen und anderen Fischen. Sie graben auch heftig unter Steinen oder in den Aquarienecken, besonders am zweiten Brutpflegetag. Sie beißen dazu in den Sand, "pflügen" durch das Substrat und nehmen dann etwas Sand auf. Nach einer kurzen Wegstrecke spucken sie ihn wieder aus. Dieses Graben läßt sich nicht mit Angriffsbewegungen in Beziehung setzen.

An zehn brutpflegenden Paaren zählte ich während 48 Beobachtungsstunden die Dauer des Fächelns der ♂♂ und ♀♀. Die ♂♂ fächelten 64170 Sek., die ♀♀ 64396 Sek. am Gelege. Die Geschlechtspartner sind demnach gleich aktiv (Abb. 11). Die Fächelfrequenz zeigt Abb.12.

Zu Beginn des dritten Brutpflegetages (48 - 52 Stunden nach der Laichablage) picken die Eltern die Eier von der Unterlage und bringen sie in eine vorher vorbereitete Grube oder Ritze unter einem Stein. Während des Transports führen die Eltern "Kaubewegungen" aus. Wahrscheinlich zerreissen dabei die Eihüllen, da die Larven unmittelbar nach dem Ausspucken schlüpfen. Verpilzte Eier - leicht erkenntlich an ihrer weißlichen Farbe - bleiben bis zum Schluß am Stein zurück und werden dann gefressen. Manche Paare setzen die Larven wiederholt um.

Am fünften Tag nach der Laichablage beginnt der Schwarm zu wandern. Die Eltern sind sehr aggressiv und halten sich immer dicht über den Jungen auf. Einzelne Kinder, die sich zu weit vom Schwarm entfernen, werden mit dem Maul aufgeschnappt und in das Schwarmzentrum zurückgespuckt. Nach dem Aufschwimmen der Jungen, am 6. - 7. Tag nach der Laichablage, breitet sich der Kinderschwarm im Becken aus. Bei Beunruhigung zeigen die Eltern das sog. Kopfrucken. Sie stehen direkt über den Jungen, Kiemen- und Flossenfrequenz sind gesteigert; die Bauchflossen werden angelegt, und dann ruckartig abgespreizt. Gleichzeitig führen die Fische mit dem Kopf eine kräftige Rückbewegung aus. Die Jungen reagieren auf dieses Signal und schwimmen auf den Boden.

Sobald sich der Schwarm auflockert, greifen die Eltern Artgenossen weniger an und graben nicht mehr. Das Kopfrucken wird dann nicht mehr ausgeführt.

Mariae: von dieser Art protokollierte ich 15 Brutpflegezyklen quantitativ.
Die ♀♀ sind bei der Brutpflege wesentlich aktiver und aggressiver als die ♂♂. Die ♀♀ halten sich die meiste Zeit in unmittelbarer Nähe des Geleges auf und befächeln es. Andere Fische werden angegriffen, zuweilen auch das eigene ♂. Grabbewegungen sind häufig, besonders in unmittelbarer Nähe des Geleges. Die ♂♂ sind meist in einer größeren Entfernung vom Gelege zu finden. Sie kommen nur zuweilen und fächeln etwas. Angriffe gegen andere Fische sind selten, gegen das eigene ♀ nie zu beobachten.

An zehn brutpflegenden Paaren zählte ich während 48 Beobachtungsstunden die Dauer des Fächelns von ♂♂ und ♀♀. Die ♂♂ fächelten 29286 Sek., die ♀♀ 113150 Sek. am Gelege. Die ♀♀ sind also annähernd viermal aktiver als die ♂♂ (Abb. 11). Die Fächelfrequenz zeigt Abb. 12.

Im Laufe des dritten Brutpflegetages (etwa 60 Stunden nach der Laichablage) werden die Eier abgepickt. Im Gegensatz zu guineensis führt bei mariae fast nur das ♀ diese Tätigkeit aus. Die Eier werden in eine Ritze gespuckt, wo die Larven unmittelbar danach schlüpfen. Verpilzte Eier bleiben bis zum Schluß auf der Gelegeunterlage zurück und werden dann von ♂ und ♀ gefressen.
Entfernt man bei einem brutpflegenden Paar das ♀, frißt das ♂ die Eier auf. Entfernt man das ♂, betreibt das ♀ nach wie vor Brutpflege.

Nach dem Umsetzen der Larven unterscheidet sich das Verhalten von mariae nicht wesentlich von dem von guineensis. Beide Eltern sind in unmittelbarer Nähe der Jungen. Am fünften Tag nach der Laichablage beginnt der Schwarm zu wandern; etwa zwei Tage später schwimmen die Jungen auf. Sie bleiben zunächst noch sehr dicht beieinander und reagieren auf das Kopfrucken der Eltern empfindlich. Sie bilden unter den warnenden Tieren einen dichten Schwarm und verharren einige Zeit auf dem Boden.
Im Alter von 14 Tagen bis drei Wochen zeigen sie gegenüber den Eltern ein Kontaktverhalten: sie schwimmen dunkle Stellen der Alten an, was sonst nur für Maulbrüter charakteristisch ist.

Sobald sich der Schwarm auflockert, nehmen die Angriffs- und Grabbewegungen der Altfische stark ab.

II M a u l b r ü t e r

1. Allgemeines Verhalten

Galilaea, Maulbrüter in beiden Geschlechtern, ist in Israel im Jordansystem, vor allem aber im Tiberias-See beheimatet, in Afrika im Albert-See und dem Kongogebiet. Die israelische Form hat feste Laichzeiten. Entsprechende Angaben liegen von der afrikanischen galilaea nicht vor. Diese Art ist wie alle maulbrütenden Tilapien ein Algenfresser.

Die Uferzone des Tiberias-Sees ist ein relativ schmaler Streifen Niedrigwassers (0 - 12 Meter Durchschnittstiefe), der sich um den ganzen See zieht. Kies und grober Sand bilden den Untergrund. Unmittelbar an meinem Beobachtungsplatz bei Ginossar, nördlich von Tiberias, gab es einige Felsen und groben Sand. Warme Salzquellen entspringen dort im See oder münden in ihn ein.
Nach Aussagen einheimischer Fischer leben die Tiere in den Monaten Dezember bis Februar in größeren Schwärmen mitten im See. Zur Laichablage, März bis Mai, splittern die Schwärme in kleinere Gruppen von 10 - 20 Individuen auf und schwimmen dicht ans Ufer. Die bevorzugten Laichplätze liegen im Norden. Dort beobachtete ich die Tiere im März und April. Innerhalb eines Schwarmes stehen die Fische paarweise beieinander. Angriffe gegen Artgenossen sind selten, selbst dicht beieinanderstehende Fische drohen sich nur an. Einzelne Tiere drängen sich zwischen balzende und balzen ebenfalls. Die Partner einer Zweiergruppe wechseln häufig bis kurz vor der Laichablage, dann bleiben sie zusammen. Nach der Eiaufnahme ins Maul trennen sie sich regelmäßig wieder.
Die Geschlechtspartner sind weder morphologisch noch nach ihrem qualitativen Verhalten unterscheidbar. Von Aquarienbeobachtungen wissen wir, daß ♀♀ balzaktiver als ♂♂ sind. Auch im Freiland ist jeweils ein Fisch im Paar aktiver, vermutlich das ♀. Grabbewegungen beobachtete ich nie; Putzbewegungen am zukünftigen Laichplatz sind selten. Dafür sieht man häufig ein "Putzfächeln": ein Fisch, meist das ♀, steht dicht über dem Substrat und führt Flossenbewegungen aus, die dem Fächeln der Substratbrüter ähneln. Auf Sandboden bauen die ♀♀ so eine flache Laichmulde, in die sie die Eier legen.

Sie können aber auch die Eier wie Substratbrüter-♀♀ auf eine harte Unterlage heften (die Eier besitzen Haftfäden, v. KRAFT und PETERS 1963). Während des Laichens versuchen andere Fische Eier zu fressen. Die Geschlechtspartner verteidigen ihr Gelege oder nehmen bereits w ä h r e n d der Laichablage Eier ins Maul. In der Regel jedoch tun sie es erst nach beendeter Laichablage. Anschließend trennen sich die Partner und halten sich an flachen Uferzonen auf. Nach dem erstmaligen Auslassen der Jungen aus dem Maul nimmt sie ein Altfisch nicht mehr auf.

Aquarien- und Freilandbeobachtungen stimmen in wesentlichen Punkten überein. Die galilaea-♂♂ gründen weder im Freiland noch in Gefangenschaft Reviere wie die ♂♂ anderer Tilapia-Arten (APFELBACH 1966). Eine Paarbindung zwischen den Geschlechtspartnern besteht nicht; eine Partnerbevorzugung läßt sich nicht ausschließen.

Variabilis, Maulbrüter im ♀-Geschlecht, ist in Ost-Afrika im Kioga-See und im Viktoria-See mit seinen Zuflüssen zu finden. Besondere Laichzeiten sind nicht vorhanden (LOWE 1956). Ich beobachtete variabilis im Viktoria-See, Jinja-Region, und im Orangi-Flüßchen (Serengeti).

Fortpflanzungsfähige ♂♂ gründen Reviere und leben territorial in Kolonien. Die Reviere sind auf sandigem Boden angelegt. In ihrem Mittelpunkt befindet sich eine Laichgrube, die aus einem Hauptkrater besteht, der etwa 15 - 20 cm im Durchmesser mißt (ausnahmsweise bis zu 60 cm), und mehreren umliegenden kleineren Kratern. Die Laichgrube befindet sich normalerweise in 30 - 45 cm Wassertiefe. Die Reviergröße eines ♂ hängt von der Anzahl der fortpflanzungsfähigen ♂♂ und dem zur Verfügung stehenden Raum ab. Das größte Revier maß ca. 120 m^2, das kleinste ungefähr 10 - 12 m^2.
♀♀ und nicht territoriale ♂♂ leben in Schwärmen, aus denen sich die laichwilligen ♀♀ absondern. Sie folgen einem balzenden ♂ zur Grube oder schwimmen allein dorthin. Die Laichablage findet in der Grube statt. Das ♀ gibt die Eier portionsweise ab und nimmt sie unbesamt ins Maul; danach saugt es das Sperma direkt von der Genitalpapille des ♂, indem es den ganzen Genitalanhang ins Maul nimmt. Ein laichendes ♀ wechselt häufig von einem ♂ zu einem anderen über und setzt mit diesem die Laichablage fort. So kann ein Gelege von mehreren ♂♂ besamt werden. Ein ♂ ist fähig, sofort mit einem neuen ♀

abzulaichen. Einmal beobachtete ich, wie ein ♂ mit einem ♀ ablaichte und ein zweites ♀ bereits in der Nähe der Grube wartete, und anschließend mit dem ♂ ablaichte.
Laich- und Brutpflegeplätze sind ökologisch verschieden (FRYER 1962). Im Orangi hielten sich brütende Tiere möglichst dicht im flachen Wasser auf. Sobald die Jungen aus dem Maul entlassen werden, schwimmen sie ans Ufer und halten sich in geringer Wassertiefe auf. Bei Beunruhigung schwimmen die Jungen zum ♀ und werden ins Maul genommen.

Im Freiland ändern sich Aktivität und Verhalten eines Fisches im Laufe eines Tages. An fünf aufeinanderfolgenden wolkenlosen Juli-Tagen registrierte ich zu verschiedenen Tageszeiten die Wassertemperatur in Grubentiefe (30 cm) und die Lufttemperatur. Gleichzeitig protokollierte ich das qualitative Verhalten eines territorialen ♂:

Tageszeit:	9^{00}	11^{00}	13^{00}	15^{00}	17^{00}	19^{00}
Lufttemp. (°C):	21,6	25,0	29,2	29,0	26,5	23,6
Wassertemp. (°C):	18,4	20,0	22,0	23,5	23,5	22,8
Verhalten:	-	S+A	A+B	A+B	S+A	-

Am Vormittag zwischen 10 und 11 Uhr sind die Fische zum erstenmal zu sehen. Sie stehen dicht zusammen (S). Das territoriale ♂ löst sich vom Schwarm und greift andere Fische an (A). Um die Mittagszeit ist das ♂ sehr angriffs- und balzaktiv (A+B). Gegen 17 Uhr beobachtete ich keine Balzbewegungen mehr. Kurz vor Sonnenuntergang sind die Fische nicht mehr zu sehen.

In Gefangenschaft bei konstanter Temperatur balzen fortpflanzungsfähige ♂♂ den ganzen Tag. Territoriale ♂♂ bauen wie im Freiland arttypische Gruben, in die die ♀♀ die Eier legen. Eine Paarbindung zwischen den Geschlechtspartnern besteht nicht. Nur die ♀♀ zeigen Maulbrutpflege.

2. Graben und Angriff

Variabilis-♂♂ zeigen Grabbewegungen, wie sie für die Substratbrüter bereits beschrieben wurden: die Tiere beißen in das Substrat, nehmen Sand auf und tragen ihn ein kurzes Stück weg, ohne darauf zu kauen. Zwischen diesen Grab- und den Angriffsbewegungen besteht in Fünf-Minuten-Intervallen eine negative Korrelation; innerhalb eines Tages

sind sie positiv zueinander korreliert (Abb. 13). Alle Grab- und Angriffsbewegungen zusammen zeigen zu Balzbewegungen innerhalb von Fünf-Minuten-Intervallen eine negative, während eines Tages eine positive Korrelation (Abb. 13).

Territoriale ♂♂ sind sehr grab- und angriffsaktiv. In Gegenwart eines laichbereiten ♀ führen sie diese Bewegungen bis zur Laichablage häufiger aus, danach wieder weniger. Bei nicht territorialen ♂♂ ist die Gesamtsumme beider Bewegungen niedriger als bei territorialen. Ein ♀ greift vor der Laichablage andere Fische an und führt ebenfalls Grabbewegungen, besonders in der Nähe des zukünftigen Laichplatzes aus (Abb. 14).

Eine Korrelation beider Bewegungen konnte bei galilaea nicht festgestellt werden. Galilaea-♂♂ sind wenig aggressiv und gründen keine Reviere. In der Gruppe drohen sie sich lediglich an und führen selten Grabbewegungen aus.

3. Balz und Ablaichen (Filme E 1129, E 1130, E 1135)

Die feste Paarbindung der Substratbrüter kennen wir von maulbrütenden Tilapien nicht. Die Geschlechtspartner kommen lediglich zur Laichablage oder kurz vorher zusammen und trennen sich danach wieder. Die ♀♀ der Arten, die nur Brutpflege im ♀-Geschlecht betreiben, wechseln sogar während der Laichablage den Partner.

Die Balzbewegungen der galilaea-♂♂ und -♀♀ sind qualitativ gleich. Die der variabilis-Geschlechtspartner sind qualitativ und quantitativ verschieden:

I Balzbewegungen des variabilis-♂

a) Führungsschwimmen
b) Graben in der Grube
c) Präsentierschwimmen
d) Körperzittern

II Balzbewegungen des variabilis-♀

e) Folgeschwimmen
f) Annähern an die Grube
g) Graben in der Grube

a) Führungsschwimmen: Nähert sich ein ♀ der Grube, so schwimmt das ♂ in schräger, kopfabwärts gerichteter Körperhaltung und gespreizten Flossen auf dieses zu, führt einige Schwanzschläge aus und schwimmt zur Laichgrube zurück.

b) Graben in der Grube: Der Fisch nimmt Sand aus der Grube auf, siebt den feinen durch die Kiemen in die Grube zurück und spuckt das gröbere Material daneben aus.

c) Präsentierschwimmen: Das ♂ schwimmt eine flache Acht vor dem in der Grube grabenden ♀ und präsentiert seine Genitalpapille.

d) Körperzittern: Das ♂ befindet sich in der Grube und führt in Gegenwart des ♀ ein feines Körperzittern aus. Diese Bewegung entspricht der Besambewegung.

e) Folgeschwimmen: Ein laichbereits ♀ reagiert auf das Führungsschwimmen des ♂ und folgt ihm in die Grube.

f) Annähern an die Grube: Ein laichbereites ♀ nähert sich auch ohne das ♂ der Laichgrube und beginnt dort zu graben.

g) Graben in der Grube: Zwischen ♂♂ und ♀♀ wurde kein qualitativer Unterschied beobachtet.

Von galilaea protokollierte ich über 40 Laichablagen. Balzende Tiere haben keine besonderen Sexualfärbungen. Innerhalb einer Gruppe balzt ein laichbereites ♀ mit mehreren ♂♂, die alle die Balz erwidern (Abb. 15). ♂ oder ♀ führen weiche Schwanzschläge aus, die auf den Geschlechtspartner gerichtet sind. Gelegentlich zeigen sie ein feines Körperzittern, das jedoch nicht quantifizierbar ist. Galilaea-♂♂ zeigen bereits lange vor der Laichablage Besambewegungen. Ob sie dabei Sperma abgeben, konnte nicht festgestellt werden. Laichwillige ♀♀ beginnen mit dem Bau einer flachen Grube. Die nach ihrer Quantität häufigste Bewegung ist der gegen den Geschlechtspartner gerichtete weiche Schwanzschlag, kurz Balzbewegung genannt. Fische, die miteinander abgelaicht und Eier aufgenommen haben (1.♂ und 1.♀ in Abb. 15), zeigen diese Verhaltensweise danach nicht mehr.

Vor Beginn der Eiabgabe führt das ♀ zahlreiche Scheinlaichbewegungen in der Mulde aus, das ♂ wesentlich weniger. Die Eier werden schubweise gelegt und vom ♂ sofort besamt. Mit Hilfe der Bauchflossen ertastet das ♀ bereits gelegte Eier und laicht die folgenden auf

diese. Die Eier haften fest aneinander und bilden schließlich einen kleinen Berg (Abb. 16). Nach 20 - 30 Minuten ist das Gelege vollständig. Beide Geschlechtspartner führen jedoch noch längere Zeit Scheinlaichbewegungen aus. Eine quantitative Darstellung des Laichvorgangs bringt HEINRICH (1967).

Die Eier sind olivgrün und 2,5 - 2,8 mm lang. Sie haben wie Substratbrütereier einen gut entwickelten Haftapparat (v. KRAFT und PETERS 1963). ♀♀ von 16 - 18 cm Totallänge legen bis zu 1500 Eier pro Gelege (5 Messungen).

Paare, die in der Gruppe ablaichen, nehmen bereits während der Laichablage vereinzelt Eier ins Maul, was den Freilandbeobachtungen entspricht. Im Gegensatz dazu nehmen isoliert gehaltene Paare die Eier erst nach Vervollständigung des ganzen Geleges auf. HEINRICH (1967) beobachtete an seinen Fischen entsprechendes.
In der Mehrzahl aller Fälle nehmen bei der israelischen Form ♂♂ und ♀♀ Eier auf. FISHELSON und HEINRICH (1963) berichten ähnliches. Bei der afrikanischen galilaea zeigen nur ♀♀ Maulbrutpflege (GREENWOOD 1957).

Von variabilis protokollierte ich 19 Fortpflanzungszyklen. Revierbesitzende ♂♂ sind stets laichbereit, haben die Sexualfärbung und bauen sehr aktiv an einer Laichgrube. Nicht laichwillige Fische werden angegriffen und aus dem Revier verjagt. Laichwillige ♀♀ folgen dem führungsschwimmenden ♂ an und in die Grube und beginnen dort zu graben. Mit Näherrücken der Laichablage greift das ♂ das ♀ weniger an. Revierlose ♂♂ haben keine Grube und zeigen wenig Balzbewegungen (Abb. 15). Bietet sich den revierlosen ♂♂ die Gelegenheit, schwimmen sie in die Grube dominanter ♂♂, erhalten die Balzfärbung und beginnen zu graben. Laichbereite ♀♀ zeigen dann auch mit diesen ♂♂ laichwilligkeit.
Vor der Eiabgabe gräbt das ♀ in unmittelbarer Nähe oder vereinzelt auch innerhalb der Grube. Währenddessen zeigt das ♂ das sog. Präsentierschwimmen. Bei den zahlreicher werdenden Körperzitterbewegungen schleift das ♂ seinen Genitalanhang über den Grubenboden und gibt Sperma ab. Der Schwanzstiel ist dabei hochgebogen und vom ♀ abgewendet. Das ♂ stößt das Sperma in langen, kompakten, weißlich bis durchscheinenden Fäden aus, die sehr formkonstant sind und sich erst nach längerer Zeit im Wasser auflösen. Das ♀ schnappt bereits vor der Eiabgabe nach dem Genitalanhang und nimmt Sperma auf (Abb. 17, 18).

Zur Eiabgabe schwimmt das ♀ langsam dicht über den Boden, preßt die Genitalpapille auf diesen und legt unter feinen Zitterbewegungen 8 - 20 Eier. Sie werden regelmäßig nach jedem Eischub, bevor sie das ♂ besamt hat, aufgenommen. Anschließend nimmt das ♀ den Genitalanhang des besamenden ♂ ins Maul und saugt Sperma von dort ab. Beim Laichvorgang stehen die Geschlechtspartner in der sog. "T-Stellung", d. h. ♂ bzw. ♀ sind mit dem Kopf auf die Genitalregion des laichenden Partners gerichtet. Nach 15 - 20 Minuten ist die Eiabgabe beendet. Beide Fische führen aber noch Laichbewegungen aus, wobei das ♀ noch immer Sperma aufnimmt.

Die Eier sind auffallend gelb und 3,4 - 3,8 mm lang. Sie haben keinen Haftapparat. Bei ♀♀ von 16 - 18 cm Totallänge fand ich 100 - 250 Eier pro Gelege. Für ♀♀ von 25 cm Totallänge gibt LOWE (1957) 200 - 300 Eier, FRYER (1961) bis 500 Eier pro Gelege an.

Nach einigen Minuten verläßt das ♀ die Grube, kehrt jedoch wieder zurück. Nach einigen weiteren Laichbewegungen vertreibt das ♂ das ♀ schließlich aus der Grube.

4. Brutpflege (Film E 1202)

Galilaea: Brütende Tiere sondern sich aus dem Schwarm ab und stehen längere Zeit bewegungslos an einer geschützten Stelle. In unregelmäßigen Zeitabständen führen sie "Kaubewegungen" aus und wirbeln so die Eier im Maul durcheinander, die dadurch mit frischem Wasser versorgt werden. Die "Kaubewegungen" nehmen wenige Tage vor dem Auslassen der Jungen aus dem Maul sprunghaft zu.
Erst nachdem die Jungen schwimmfähig geworden sind, werden sie aus dem Maul gelassen. Isoliert gehaltene Fische entlassen die Jungen zwischen dem 12. und 14. Tag nach der Laichablage (26° - 27°C) erstmals und nehmen sie nicht mehr zurück. Paare, die in der Gruppe brüten, entlassen ihre Kinder erst nach dem 16. - 18. Tag nach der Laichablage. Die Kinder halten weder untereinander noch mit den Eltern zusammen. Obwohl die Jungen nicht mehr ins Maul genommen werden, ist es nicht ausgeschlossen, daß manchmal ein Elterntier die Jungen noch einige Zeit gegen andere Fische verteidigt.
Tiere, die miteinander ablaichten, entlassen ihre Jungen nicht immer am selben Tag. In der Mehrzahl der beobachteten Fälle entließ das ♂ vor dem ♀ die Jungen (Verhältnis 27 : 21). In acht Fällen nahm nur ein Geschlecht Eier ins Maul und brütete sie aus. Entließ das brütende Tier die Jungen, jagten der nichtbrütende Partner und andere Fische Jungtiere und fraßen einige.

Variabilis: Bis zum Entlassen der Jungen aus dem Maul entspricht das Verhalten der variabilis-♀♀ weitgehend dem der galilaea-Geschlechtspartner.
Isoliert gehaltene ♀♀ entlassen die Jungen zwischen dem 11. und 13. Tag nach der Laichablage (26° - 27°C). In der Gruppe brütende ♀♀ entlassen sie dagegen nicht vor dem 16. Brutpflegetag. Bei Beunruhigung und nachts werden die Jungen jedoch wieder ins Maul genommen. Darüber hinaus zeigen die Jungen in gewissen Zeitabständen ein Kontaktverhalten, d. h. sie schwimmen auf dunkle Stellen des ♀ - wie Augen, Kiemenspalten oder das Maul - und versuchen dort einzudringen. Auch größere Cichliden-Jungfische können wieder ins Maul zurückgenommen werden, da der Mundboden elastisch ist, was nicht für alle maulbrütende Fische gilt (LEONG 1967). Bei isoliert brütenden ♀♀ erlischt dieses Verhalten etwa ab dem 30. - 35. Brutpflegetag; brüten die ♀♀ in der Gruppe, wesentlich früher.
Etwas ältere Jungtiere halten nicht mehr mit dem ♀ und untereinander zusammen. Sie halten sich bevorzugt dicht über dem Boden auf.

III Zusammenfassender Vergleich (Tab. 1)

Substratbrüter

1. Der Tageswert der summierten Grab- und Angriffsbewegungen vor und nach der Laichablage zeigt a) innerartliche und b) zwischenartliche Unterschiede:
   a) Bei der monomorphen guineensis ist das ♂ vor dem Ablaichtag aktiver als das ♀, danach sind sie gleich aktiv.
   Bei der dimorphen mariae ist das ♂ vor dem Ablaichtag aktiver als das ♀, danach ist das ♀ aktiver.
   b) Die Artunterschiede sind offensichtlich.
2. Das Körperzittern, eine wichtige Balzbewegung, tritt bei guineensis lange vor und auch nach der Laichablage auf, bei mariae nur kurz vor der Laichablage bei beiden Geschlechtern.
3. Guineensis legt die Eier auf offene Stellen, mariae in Höhlen oder anderen Verstecken.
4. In der Brutpflege besteht zwischen ♂ und ♀ bei guineensis kein quantitativer Unterschied, bei mariae ist das ♀ viermal aktiver als das ♂.

Maulbrüter

1. Grabbewegungen sind bei der monomorphen galilaea selten, eine Korrelation zu Angriffsbewegungen besteht nicht. Bei der dimorphen variabilis sind Grabbewegungen zu Angriffsbewegungen negativ korreliert. Weiterhin besteht eine negative Korrelation zwischen den Grab- und Angriffsbewegungen einerseits und Balzbewegungen andererseits.
2. Beiden Arten fehlt eine anhaltende Bindung zwischen den Geschlechtspartnern.
3. Bei galilaea laicht ein ♀ nur mit einem ♂ ab. Bei variabilis kann es hintereinander mit mehreren ♂♂ ablaichen.
4. Brutpflegeverhalten zeigen bei galilaea beide Geschlechter, bei variabilis nur die ♀♀.

E Vergleich mit den anderen Arten

Die anderen sieben untersuchten Tilapia-Arten lassen sich in die vier vorn aufgeführten Kombinationen folgendermaßen einordnen:

Substratbrüter

1) Sexual- und brutpflegemonomorphe Arten

Hierher gehört neben guineensis auch zillii, von der jedoch nicht gesagt werden kann, ob es sich um die israelische oder afrikanische Form handelte.
Auffallende äußere Unterschiede zwischen ♂♂ und ♀♀ sind nicht vorhanden. Paare bilden sich innerhalb einer Gruppe einige Tage bis mehrere Wochen vor der Laichablage. Die Geschlechtspartner zeigen das erwähnte Körperzittern. Angriffe innerhalb eines Paares nehmen bis zur Laichablage stetig ab; Angriffe gegen andere Fische und Grabbewegungen nehmen dagegen zu. Vor der Laichablage ist das Verhalten der ♂♂ und ♀♀ qualitativ gleich, geringe quantitative Unterschiede sind wahrscheinlich. Die ♀♀ legen die Eier bevorzugt auf eine feste Unterlage.

Die Eier sind tarnfarben grau und 1,6 - 1,8 mm lang. Sie haften sehr fest auf ihrer Unterlage. ♀♀ von etwa 12 cm Totallänge legen um 2000 Eier pro Gelege.

Nach den bisherigen Untersuchungen besteht zwischen ♂♂ und ♀♀ kein signifikanter quantitativer Unterschied im Brutpflegeverhalten, das qualitativ gleich ist.
Die Filme E 1126, E 1131, E 1132 und E 1136 belegen das qualitative Verhalten.

2) Sexual- und brutpflegedimorphe Arten

Außer mariae konnte noch keine weitere Tilapia-Art gefunden werden, die dieser Möglichkeit entspricht.

Maulbrüter

3) Sexual- und brutpflegemonomorphe Arten

Die in West-Afrika beheimatete multifasciata ähnelt sehr stark galilaea; es ist noch nicht sicher, ob es eine Unterart zu galilaea ist oder nicht (THYS VAN DEN AUDENAERDE, schriftl. Mitteilung). ♂ und ♀ beginnen lange vor der Laichablage zu balzen und zeigen die gleichen Bewegungen wie galilaea. Kurze Zeit vor der Laichablage bereitet das ♀ die Laichgrube vor. Das ♂ führt bereits vor der Eiabgabe des ♀ Besambewegungen aus. Nach mehreren Scheinlaichbewegungen legt das ♀ Eier, die fest aneinander haften.

Die Eier sind braungrün und 2,4 - 2,7 mm lang. Auf Haftfäden wurden sie noch nicht untersucht.

Isolierte Paare nehmen die Eier erst nach Vervollständigung des Geleges ins Maul. In der Gruppe findet eine Eiaufnahme zuweilen bereits während des Laichens statt. 12 - 16 Tage später entlassen die Eltern die Jungen aus dem Maul und nehmen sie nicht mehr zurück. Die nächsten 2 - 3 Tage bilden die Jungen einen dichten Schwarm, der von den Eltern verteidigt wird. Ob die Geschlechtspartner nach der Brutpflege zusammenbleiben, kann noch nicht gesagt werden.
Die Filme E 1127, E 1128, E 1203, E 1204 und E 1205 belegen das qualitative Verhalten.

4) Sexual- und brutpflegedimorphe Arten

Alle untersuchten Maulbrüter im ♀-Geschlecht sind sexualdimorph. Bei keiner Art bleiben die Geschlechtspartner länger zusammen als zur Laichablage oder für einige einzelne Laichbewegungen notwendig ist.

Alcalica und grahami sind systematisch nah verwandte Arten. Sie leben im Natron- bzw. Magadi-See in Ost-Afrika. Die ♂♂ gründen ihre Reviere in dichten Kolonien. Reviernachbarn drohen sich nur an, revierlose ♂♂ werden dagegen heftig angegriffen und verjagt. Die ♂♂ balzen laichbereite ♀♀ an und führen in deren Gegenwart Besambewegungen aus. Ein ♀ legt mit jeder Laichbewegung nur ein Ei, das sofort ins Maul genommen wird. Zum Besamen stößt das ♂ schräg über dem Kopf des ♀ stehend Sperma aus. Ein ♀ wechselt immer zu anderen ♂♂ über.

Die Eier von grahami sind cremefarben und 1,8 mm lang. ♀♀ von 2,5 - 3,5 cm Totallänge legen etwa 20 Eier pro Gelege (COE 1966).

Etwa am 14. Tag nach der Laichablage entlassen die ♀♀ die fertig entwickelten Jungfische aus dem Maul und nehmen sie nicht mehr zurück.

Macrochir ist in Zentral-Afrika, ruckwaensis im Ruckwa-See, Ost-Afrika, beheimatet. Die ♂♂ dieser beiden Arten haben wie variabilis-♂♂ an der Genitalpapille einen besonderen Anhang. Die Balz dieser drei Arten ist qualitativ gleich; quantitative Unterschiede sind wahrscheinlich. Die fortpflanzungsfähigen ♂♂ leben territorial in Kolonien. Laichwillige ♀♀ werden zur Laichgrube gelockt, wo sie dann ablaichen. Während des Laichvorgangs nimmt ein ♀ stets unbesamte Eier ins Maul und saugt das Sperma direkt von der Genitalpapille des ♂. Ein ♀ wechselt bei der Laichablage mehrmals zu verschiedenen ♂♂ über.

Die Eier von macrochir sind cremefarben bis gelb und etwa 3 mm lang. Ein ♀ legt über 1000 Eier pro Gelege (HUET 1952). Nach eigenen Messungen haben ♀♀ von 16 - 18 cm Totallänge 300 - 500 Eier pro Gelege. Die Eier von ruckwaensis sind gelblich und 2,9 - 3,2 mm lang. Angaben über die Gelegegröße liegen noch nicht vor.

Das Brutpflegeverhalten aller drei Arten ist qualitativ gleich. Brütende ♀♀ lassen die Jungen zwischen dem 16. und 18. Brutpflegetag aus dem Maul und nehmen sie bei Beunruhigung und nachts wieder ins Maul zurück. Nach wenigen Tagen verschwindet dieses Verhalten. Die Filme E 1018, E 1019, E 1020 und E 1134 belegen das qualitative Verhalten von macrochir.

Nilotica ist in Israel und in einigen Seen Ost-Afrikas beheimatet; ich beobachtete die afrikanische Form. Fortpflanzungsfähige ♂♂ gründen ihre Reviere ebenfalls in Kolonien. Die Laichgruben werden schüsselförmig angelegt und haben keine Nebenkrater. Die Balz entspricht qualitativ der der anderen Maulorüter im ♀-Geschlecht. Bei der Laichablage nimmt das ♀ die schubweise gelegten Eier sofort ins Maul; sie sind jedoch zumindest teilweise besamt, da das ♂ bereits Sperma abgibt, während das ♀ Eier aufsammelt. Zusätzlich schnappt das ♀ nach der Genitalpapille des ♂. Ein ♀ kann mit mehreren ♂♂ ablaichen.

Die Eier sind gelb und 2,6 - 2,9 mm lang. ♀♀ von 18 cm Totallänge haben um 800 Eier pro Gelege.

Nach 13 Brutpflegetagen entläßt ein ♀ die Jungen zum erstenmal aus dem Maul; sie werden bei Gefahr und nachts dorthin zurückgenommen. Die Filme E 1157, E 1158, E 1207 und E 1208 belegen das qualitative Verhalten.

F Diskussion der Ergebnisse

I Erkennen des Geschlechtspartners

Alle Arten bilden zur Laichablage heterosexuelle Paare. Das Erkennen des Geschlechtspartners ist daher vorher notwendig. Folgende Möglichkeiten bieten sich dazu an:

1. Es besteht zwischen ♂♂ und ♀♀ ein äußerer Dimorphismus im Körperbau, jedoch bei den einzelnen Arten nicht notwendig in den gleichen Merkmalen. Z. B. ist das mariae-♂ wesentlich größer als das ♀; durch allometrisches Wachstum bedingt werden dabei die Rücken- und Schwanzflosse des ♂ relativ länger als beim ♀ und die Stirnpartie des Kopfes steiler. Auch bei variabilis ist das ♂ der größere Partner; hier haben die ♂♂ zusätzlich noch an der Genitalpapille die charakteristischen Fortsätze.

2. Färbungsunterschiede zwischen den ♂♂ und ♀♀ bei der Balz zeigen das Geschlecht eines Tieres schon auf größere Entfernung an. Das balzende variabilis-♂ z. B. ist silbrig-grau und hat wie beschrieben dunklere Flossen. Das ♀ dieser Art ist schmutzig-gelb; lediglich beim Ablaichen tritt eine Kontrastfärbung auf.

3. Es besteht zwischen balzenden ♂♂ und ♀♀ ein qualitativer oder quantitativer Verhaltensunterschied. Quantitative Unterschiede einiger Bewegungsweisen sind bei allen Substratbrütern und den Maulbrütern in beiden Geschlechtern ausgebildet. Qualitative Unterschiede finden wir z. B. bei den Maulbrütern im ♀-Geschlecht (variabilis); die ♂♂ zeigen Führungsschwimmen, Präsentierschwimmen und das Körperzittern. Die ♀♀ balzen lediglich passiv, indem sie den ♂♂ an oder in die Grube folgen.

4. Da zumindest einige Cichliden ihre Jungen chemisch erkennen (KÜHME 1963), gibt es möglicherweise auch Reize, die das Erkennen eines Geschlechtes erlauben. Diese Möglichkeit konnte nicht weiter verfolgt werden, da sie in eine andere Fragestellung überleitet und dazu methodisch sehr schwer zu bearbeiten ist.

Die vier Möglichkeiten schließen sich nicht gegenseitig aus. Bei den Maulbrütern im ♀-Geschlecht, z. B. variabilis, sind neben Verhaltensunterschieden auch Unterschiede in Färbung und äußerem Körperbau zwischen ♂♂ und ♀♀ ausgebildet.

II Ablaichverhalten

Zur Laichablage müssen die Geschlechtspartner in gleicher Fortpflanzungsphase und so aufeinander abgestimmt sein, daß das ♂ die vom ♀ gelegten Eier erfolgreich besamen kann.

Diese Synchronisation wird bei den Substratbrütern durch eine lang andauernde Balz erreicht, bei der sich die Partner gegenseitig stimulierend beeinflussen und auf einen Ort für das Gelege einigen können. Es genügt eine nur relativ genaue Synchronisation, da die Eiabgabe wegen des großen Geleges lange dauert und die Eier offen liegen bleiben, so daß sie das ♂ erfolgreich besamen kann bis die Eihülle für Spermien undurchlässig geworden ist.

Maulbrüter haben im Extremfall nur noch wenige, aber entsprechend größere Eier; die Eiabgabe geht schnell vor sich. Eine genaue Synchronisation der Partner ist daher notwendig, zumal die Eier nach kurzer Zeit ins Maul genommen werden. Zwei Möglichkeiten sind für eine sichere Synchronisation denkbar:
1) Die Paarbindung ist völlig abgebaut, so daß ♂ und ♀ nur zur Laichablage zusammenkommen. Ein Geschlecht befindet sich dauernd in der

Ablaichphase - was sich bei den ♂♂ leichter erreichen läßt - und der Partner nur noch dazuzustoßen braucht.
Dies ist bei allen Maulbrütern im ♀-Geschlecht der Fall. Die ♂♂ haben Laichreviere und können mit jedem beliebigen reifen ♀ ablaichen. Konstante Laichbereitschaft und Brutpflegeverhalten schließen sich bei fast allen Cichliden aus, so daß die ständig besambereiten ♂♂ nicht an der Brutpflege beteiligt sein können. Die Anzahl der Nachkommen pro ♂ hängt nur von der Zahl der laichbereiten ♀♀ ab.

2. Mehrere Geschlechtspartner befinden sich in einem Schwarm und haben so die Gelegenheit, sich gegenseitig stimulierend zu beeinflussen; zufällig synchrone Partner können sich dann treffen. ♀♀, die laichbereit werden, können daher auch mit mehreren ♂♂ balzen. Eine Paarbindung kann dann vorgetäuscht sein, wenn entweder nur ein besamfähiges ♂ anwesend ist oder sobald Geschlechtspartner schon so weit synchronisiert sind, daß ♂♂ mit niedriger Besamintensität das ♀ nicht mehr beeinflussen können.
Diese zweite Möglichkeit ist bei galilaea und wahrscheinlich multifasciata verwirklicht. Brutpflege in beiden Geschlechtern ist mit dieser Lösung verträglich, wenn das ♂ nach dem Laichen zu balzen aufhört.

Substratbrüter sind mit Sicherheit die stammesgeschichtlich ältere Gruppe, da die fossilen Funde dem Bauplan der heute lebenden Substratbrüter entsprechen und es viele Gattungen mit Substratbrütern gibt, aber nur vier Gattungen bekannt sind, die maulbrütende Arten haben.
Die Urform des Ablaichverhaltens der maulbrütenden Cichliden ist sicherlich folgende:

//: 1. Eiabgabe - 2. Besamen :// - 3. Eier aufnehmen

Es ist also das bekannte Schema der Substratbrüter, an das nur noch die sich anschließende Eiaufnahme ins Maul angehängt wurde.
Diese Reihenfolge ist bei galilaea und multifasciata noch ungefähr eingehalten. Wir kennen jedoch keine maulbrütende Tilapie im ♀-Geschlecht, die ein solches Ablaichverhalten zeigt. Die ♀♀ von z. B. alcalica, grahami und nilotica nehmen die Eier bereits ins Maul, wenn das ♂ erst mit dem Besamen beginnt. Sicherlich ist daher ein großer Teil der Eier noch unbesamt. Die ♀♀ schnappen jedoch auch

nach der meist weißen Genitalpapille der ♂♂ und nehmen so wahrscheinlich Sperma ins Maul.
Bei den "Geißeltilapien", d. h. den Arten deren ♂♂ an der Genitalpapille die charakteristischen lappigen Fortsätze haben, ist diese Reihenfolge folgendermaßen abgewandelt:

//: 1. Eiabgabe - 2. Eier aufnehmen - 3. Besamen ://

Die ♀♀ schnappen jedoch auch schon vor der Eiabgabe nach der Genitalpapille der ♂♂ und nehmen Sperma auf; die Befruchtung der Eier findet immer erst im Maul der ♀♀ statt.
Diese zweite Reihenfolge kommt nicht etwa dadurch zustande, daß die ♀♀ die Eier zu schnell aufnehmen, sondern weil die ♂♂ so lange warten, bis die ♀♀ fertig sind. Eine ähnliche Erscheinung finden wir bei den Haplochromis-Arten, bei denen die ♂♂ sog. "Eiflecken" auf der Afterflosse tragen. Diese ♂♂ warten ebenfalls, bis die ♀♀ ihre Eier ins Maul genommen haben und bieten dann beim Besamen die Ei-Attrappen den ♀♀ an (WICKLER 1962 und Film E 470).

III Territorial- und Brutpflegeverhalten

Alle Substratbrüter halten sich in den pflanzenreichen Gebieten der Uferzonen auf. Dort gründen sie ihre Reviere an Gestaden mit stark gegliedertem Untergrund (TINBERGEN 1950 rechnet den Revierkampf zum Fortpflanzungsverhalten). Freß- und Fortpflanzungsreviere sind identisch. ♂ und ♀ eines Paares bewohnen zwar ein gemeinsames Revier, doch sind ihre Aufgaben nur bei sexualmonomorphen Arten die gleichen, d. h. beide verteidigen Gelege und Revier. Bei sexualdimorphen Arten findet eine Arbeitsteilung statt: das ♀ verteidigt das versteckliegende Gelege und die Brut, das ♂ nur das Revier. Diese Entwicklung ist bei mariae schon deutlich, bei Lamprologus congolensis, einem polygamen Bodenfisch, stark ausgeprägt. Bei dieser Art besteht ein großer Geschlechtsdimorphismus. Die ♂♂ beteiligen sich nicht unmittelbar an der Brutpflege, sondern verteidigen "Großreviere", in denen die ♀♀ jeweils ein kleines "Brutrevier" besitzen und verteidigen (WICKLER 1965).
Bei allen Substratbrütern ist das Laich- auch Brutpflegerevier. Das Brutpflegerevier muß versteckt liegen, da selbst zwei Tiere die vielen Jungen sonst nicht gegen die zahlreichen Freßfeinde

schützen könnten. Deshalb liegen auch die Laichplätze an geschützten Stellen in einer reich gegliederten Umwelt.

Bei der sexual- und brutpflegemonomorphen galilaea sind Laich- und Brutpflegeplätze zwar gleichartig,aber nicht identisch und befinden sich an Gestaden mit reich gegliedertem Untergrund. Obwohl die Jungen nach dem erstmaligen Auslassen aus dem Maul nicht weiter geschützt werden, finden sie reichlichen natürlichen Schutz. Für multifasciata liegen noch keine entsprechenden Angaben vor.

Bei den Maulbrütern im ♀-Geschlecht besteht außer den bereits genannten Unterschieden noch einer bei den Laich- und Brutpflegeplätzen. Die fortpflanzungsfähigen ♂♂ leben territorial in Kolonien, die weithin sichtbar an offenen Gestaden mit sandigem Boden angelegt sind (Film E 1257). Die ♀♀ besuchen die ♂♂ dort und verlassen nach der Laichablage diese Laichplätze und wandern oft weite Strekken bis zu den Brutplätzen (LOWE 1959), an Uferzonen mit stark gegliedertem Untergrund. Die wenigen Jungen können von einem Tier bewacht werden, das zumal in der Lage ist, sie bei Gefahr ins Maul zurückzunehmen und zu fliehen. Jungepflegende Haplochromis-♀♀ verteidigen sogar ein kleines Revier, das sich auf die unmittelbare Umgebung der Jungen beschränkt, die sehr ortstreu sind (ALBRECHT 1963 und Film E 1206).

Substratbrüter sind durch ihre besondere Brutpflegeform auf eine bestimmte Umgebung angewiesen und daher wenig beweglich.
Da bei den Maulbrütern im ♀-Geschlecht eine Arbeitsteilung stattfindet, können die ♂♂ Laichreviere an Plätzen anlegen, die für die Brutpflege untauglich sind und so dem Konkurrenzdruck der offenbrütenden Cichliden ausweichen. Für das Zusammentreffen der Geschlechtspartner ist es nur wichtig, daß die Laichreviere bekannt und ortsfest sind. Für die Brutpflegereviere bestehen bei allen Arten grob dieselben Anforderungen. Die beweglichen Maulbrüter-♀♀ scheinen daher den ortsgebundenen Substratbrütern überlegen zu sein, was als Teilerklärung für den starken evolutiven Erfolg der Maulbrüter angenommen werden kann.

G Zusammenfassung

1. Untersuchungen an 11 Arten der Gattung Tilapia zeigten, daß die weit verbreitete Meinung, Substratbrüter seien monomorph und Maulbrüter dimorph, nicht stimmt. Substrat- und Maulbrüter können mono- oder dimorph sein.
Nach qualitativen Verhaltensbeobachtungen an allen 11 Arten wurden aus den Substratbrütern die monomorphe guineensis und die dimorphe mariae, aus den Maulbrütern die monomorphe galilaea und die dimorphe variabilis für quantitative Beobachtungen gewählt.

2. Von diesen vier Arten wurden quantitative Protokolle der Balz-, Laich- und Brutpflegeverhaltensweisen angefertigt und miteinander verglichen:

a) Die wichtigste Balzbewegung der Substratbrüter ist das Körperzittern. Die monomorphe guineensis zeigt diese Bewegung lange vor und auch nach dem Ablaichen, die dimorphe mariae jedoch nur kurze Zeit vor der Laichablage.

b) Unter den Maulbrütern balzen die Geschlechtspartner der monomorphen galilaea qualitativ und quantitativ gleich, die der dimorphen variabilis qualitativ und besonders quantitativ verschieden.

c) Die äußerlich monomorphen Arten, ob Maul- oder Substratbrüter, zeigen keine Geschlechtsunterschiede im Brutpflegeverhalten. Bei der dimorphen substratbrütenden mariae sind die ♀♀ wesentlich aktiver als die ♂♂; bei der ebenfalls dimorphen maulbrütenden variabilis zeigen sogar nur die ♀♀ Brutpflegeverhalten.

d) Bestimmte Grab- und Angriffsbewegungen sind bei guineensis, mariae und variabilis in Zeitintervallen von jeweils fünf Minuten negativ, über einen Tag jedoch positiv miteinander korreliert. Die art- und geschlechtsspezifischen Gesamtsummenkurven beider Bewegungen werden gezeigt. Bei galilaea konnte keine Beziehung zwischen beiden Bewegungen nachgewiesen werden.

3. Die quantitativen Ergebnisse wurden auf ihre Gültigkeit bei den anderen Tilapia-Arten geprüft. Allgemein sind bei sexualmonomorphen Arten die Brutpflegeverhaltensweisen der Geschlechtspartner qualitativ und quantitativ gleich; bei sexualdimorphen Substratbrütern sind sie zumindest quantitativ, bei sexualdimorphen Maulbrütern deutlich qualitativ verschieden.

4. a) Das besondere Ablaichverhalten der nicht paarbildenden Maulbrüter im ♀-Geschlecht hat sich aus dem der paarbildenden Substratbrüter entwickelt. Die beschriebenen vier Typen lassen sich jedoch nicht linear in eine Entwicklungsreihe anordnen. Vielmehr zeigen sie verschiedene Sozialisierungsstadien (mit verschieden fester Paarbindung), die verschiedene Lebensformtypen verkörpern, welche ihrerseits wieder besonderen Umweltbedingungen angepaßt erscheinen; galilaea z. B. ist ein Schwarmfisch, mariae ein Höhlenbrüter.

   b) Die verschiedenen Spezialisierungen legen verschiedene Methoden des Zusammenführens der geeigneten Geschlechtspartner nahe. Die Möglichkeiten des Erkennens und der Synchronisation der Geschlechtspartner sind an Beispielen besprochen.

   c) Das Trennen von Ablaich- und Brütrevier bei den Maulbrütern ("Revierdimorphismus") verschafft ihnen einen Vorteil gegenüber der Konkurrenz mit den Substratbrütern, der wohl zum (im Artenreichtum ausgedrückten) Evolutionserfolg der Maulbrüter beiträgt.

5. Man kann die Tilapien in brutpflegemono- und -dimorphe Arten unterteilen; da ebenfalls ein äußerer Sexualmono- bzw. -dimorphismus auftritt, gibt es vier anstatt nur die zwei ursprünglich angenommenen Grundtypen.

I Filmverzeichnis

E 47. (1962): Haplochromis burtoni (Cichlidae), Balz und Ablaichen (W. Wickler).
E 603 (1963): Tilapia mariae (Cichlidae), Kampf zweier Männchen (H. Albrecht).
E 924 (1965): Tilapia mariae (Cichlidae), Balz, Graben, Steinputzen (R. Apfelbach).
E 925 (1965): Tilapia mariae (Cichlidae), Laichablage (R. Apfelbach).
E 1018 (1965): Tilapia macrochir (Cichlidae), Balz (R. Apfelbach).
E 1019 (1965): Tilapia macrochir (Cichlidae), Laichablage (R. Apfelbach).
E 1020 (1965): Tilapia macrochir (Cichlidae), Kampf zweier Männchen (R. Apfelbach).
E 1124 (1966): Tilapia galilaea (Cichlidae), Kampf zweier Männchen (R. Apfelbach).
E 1125 (1966): Tilapia guineensis (Cichlidae), Kampf zweier Männchen (R. Apfelbach).
E 1126 (1966): Tilapia zillii (Cichlidae), Kampf zweier Männchen (R. Apfelbach).
E 1127 (1966): Tilapia multifasciata (Cichlidae), Kampf zweier Männchen (R. Apfelbach).
E 1128 (1966): Tilapia multifasciata (Cichlidae), Paarbildung (R. Apfelbach).
E 1129 (1966): Tilapia galilaea (Cichlidae), Balz (R. Apfelbach).
E 1130 (1966): Tilapia galilaea (Cichlidae), Laichablage (R. Apfelbach).
E 1131 (1966): Tilapia zillii (Cichlidae), Balz (R. Apfelbach).
E 1132 (1966): Tilapia zillii (Cichlidae), Laichablage (R. Apfelbach).
E 1133 (1966): Tilapia guineensis (Cichlidae), Brutpflege (R. Apfelbach).
E 1134 (1966): Tilapia macrochir (Cichlidae), Brutpflege (R. Apfelbach).
E 1135 (1966): Tilapia variabilis (Cichlidae), Balz (R. Apfelbach).
E 1136 (1966): Tilapia zillii (Cichlidae), Brutpflege (R. Apfelbach).

E 1154 (1966): Tilapia guineensis (Cichlidae), Laichablage (R. Apfelbach).

E 1155 (1967): Tilapia mariae (Cichlidae), Brutpflege (R. Apfelbach).

E 1156 (1967): Tilapia variabilis (Cichlidae), Kampf zweier Männchen (R. Apfelbach).

E 1157 (1967): Tilapia nilotica (Cichlidae), Laichablage (R. Apfelbach).

E 1158 (1967): Tilapia nilotica (Cichlidae), Brutpflege (R. Apfelbach).

E 1202 (1967): Tilapia variabilis (Cichlidae), Brutpflege (R. Apfelbach).

E 1203 (1967): Tilapia multifasciata (Cichlidae), Balz (R. Apfelbach).

E 1204 (1967): Tilapia multifasciata (Cichlidae), Laichablage (R. Apfelbach).

E 1205 (1967): Tilapia multifasciata (Cichlidae), Brutpflege (R. Apfelbach).

E 1206 (1967): Haplochromis burtoni (Cichlidae), Brutpflege (D. Leong).

E 1207 (1967): Tilapia nilotica (Cichlidae), Kampf zweier Männchen (R. Apfelbach).

E 1208 (1967): Tilapia nilotica (Cichlidae), Balz (R. Apfelbach).

E 1257 (1967): Tilapia grahami (Cichlidae), Territorialverhalten (Freiwasseraufnahmen) (H. Albrecht).

Alle Filme sind in der Reihe der Encyclopaedia Cinematographica (IWF, Göttingen) veröffentlicht.

I Literaturnachweis

Albrecht, H. (1963): Das Jungeführen bei Haplochromis (Pisces, Cichlidae). Z. Tierpsychol. 20, 680 - 687.

Ders. (1966): Zur Stammesgeschichte einiger Bewegungsweisen bei Fischen, untersucht am Verhalten von Haplochromis (Pisces, Cichlidae). Z. Tierpsychol. 23, 270 - 302.

Apfelbach, R. (1966): Maulbrüten und Paarbindung bei Tilapia galilaea L. (Pisces, Cichlidae). Naturwiss. 53, 22.

Ders. (1967): Kampfverhalten und Brutpflegeform bei Tilapien (Pisces, Cichlidae). Naturwiss. 54, 72.

Baerends, G.P. und J.M. Baerends-van Roon (1950): An introduction to the study of the ethology of Cichlid fishes. Behaviour, Suppl. 1, 1 - 243.

Coe, M.J. (1966): The biology of Tilapia grahami Boulenger in Lake Magadi, Kenya. Acta Tropica, Vol. 23, 2, 146-177.

Fishelson, L. und W. Heinrich (1963): Some observations on the mouthbreeding Tilapia galilaea L. (Pisces, Cichlidae). Ann. Mag. Nat. Hist. ser 13, 6, 507 - 508.

Fryer, G. (1961): Observations on the biology of the Cichlid fish Tilapia variabilis Boul. in the northern waters of Lake Victoria (East Africa). Rev. Zool. Bot. Afr., 64 (1-2), 1 - 33.

Greenwood, P.H. (1957): The fishes of Uganda - IV. The Uganda Journal, Vol. 21, No. 2.

Heiligenberg, W. (1963): Ursachen für das Auftreten von Instinkthandlungen bei einem Fisch (Pelmatochromis subocellatus kribensis Boul., Cichlidae). Z. vergl. Phys. 47, 339 380.

Ders. (1964): Ein Versuch zur ganzheitsbezogenen Analyse des Instinktverhaltens bei einem Fisch (Pelmatochromis subocellatus kribensis Boul., Cichlidae). Z. Tierpsychol. 21, 1 - 52.

Ders. (1965): A Quantitative Analysis of Digging Movements

and their Relationship to Aggressive Behaviour in Cichlids. Animal Beh. 13, 163 - 170.

Heinrich, W. (1967): Untersuchungen zum Sexualverhalten in der Gattung Tilapia (Cichlidae, Teleostei) und bei Artbastarden. Z. Tierpsychol. 24, 684 - 754.

Huet, M. (1952): Traité des Pisciculture. Brüssel.

Kirchshofer, R. (1953): Aktionssystem des Maulbrüters Haplochromis desfontainesii. Z. Tierpsychol. 10, 297 - 318.

Kosswig, C. (1947): Selective mating as a factor for speciation in Cichlid Fish of East African Lakes. Nature 159, 604 - 605.

Ders. (1960): Bemerkungen zum Phänomen der intralakustrischen Speciation. Zool. Beitr. (NF) 5, 497 - 512.

Ders. (1963): Ways of speciation in fishes. Copeia 1963, 238 - 244.

Kraft, A. von und H.M. Peters (1963): Vergleichende Studien über die Oogenese in der Gattung Tilapia (Cichlidae, Teleostei). Z. Zellforschung 61, 434 - 485.

Kramer, G. (1958): Funktionsgerechte Allometrien. Proceedings of the XIIth International Ornithological Congress, Helsinki 1958, pp. 426 - 438.

Kühme, W.D. (1963): Chemisch ausgelöste Brutpflege- und Schwarmreaktionen bei Hemichromis bimaculatus (Pisces). Z. Tierpsychol. 20, 688 - 704.

Leong, D. (1967): Breeding and Territorial Behaviour in Opisthognathus aurifrons (Opisthognathidae). Naturwiss. 54, 97.

Lorenz, K. (1939): Vergleichende Verhaltensforschung. Verh. Dt. Zool. Ges. Rostock. Zoo. Anz. Suppl. 12, 69 - 102.

Lowe, R.H. (1956): The breeding behaviour of Tilapia species (Pisces, Cichlidae) in natural waters: observations on T.karomo Poll and T.variabilis Boul. Behaviour 9, 140 - 163.

Dies. (1959): Breeding behaviour patterns and ecological differences between Tilapia species and their significance for evolution within the genus Tilapia. Proc. Zool. Soc. London 132, 1 - 30.

Oehlert, B. (1958): Kampf und Paarbildung einiger Cichliden. Z. Tierpsychol. 15, 141 - 174.

Ohm, D. (1958/59): Vergleichende Beobachtungen am Kampfverhalten von Aequidens (Cichlidae). Wiss. Z. Humbold-Univ., Math-Nat. R. VIII (1958/59) 2.

Ders. (1958/59 a): Vergleichende Beobachtungen am Balzverhalten von Aequidens (Cichlidae). Wiss. Z. Humbold-Univ., Math-Nat. R. VIII (1958/59) 3.

Ders. (1958/59 b): Vergleichende Beobachtungen am Brutpflegeverhalten von Aequidens (Cichlidae). Wiss. Z. Humbold-Univ., Math-Nat. R. VIII (1958/59) 4./5.

Peters, H.M. (1937): Experimentelle Untersuchungen über die Brutpflege von Haplochromis multicolor, einem maulbrütenden Knochenfisch. Z. Tierpsychol. 1, 201 - 218.

Ruwet, J.-Cl. (1962): La reproduction des T.macrochir (Blgr) et melanopleura (Dum.) au lac barrage de la Lufira (Katanga). Rev. de Zool. et Bot. Africaine 66, 3-4, 243 - 271.

Ders. (1963): Observations sur le comportement sexuel de T.macrochir (Blgr) (Poisson Cichlide) au lac de retenue de la Lufira (Katanga). Behaviour 22, 3-4, 242 - 250.

Seitz, A. (1940): Die Paarbildung bei einigen Cichliden. I. Die Paarbildung bei Astatotilapia strigigena Pfeffer. Z. Tierpsychol. 4, 40 - 84.

Ders. (1941): Die Paarbildung bei einigen Cichliden. II. Die Paarbildung bei Hemichromis bimaculatus Gill. Z. Tierpsychol. 5, 74 - 101.

Thys van den Audenaerde, D.F.E. (1964): Revision systematique des espèces Congolaises du genre Tilapia (Pisces,

Cichlidae). Ann. Mus. Roy. de l'Afr. Centr., ser. in-8°, Sci. Zool., No. 124.

Ders. (1966): Les Tilapia (Pisces, Cichlidae) du Sud-Cameroun et du Gabon. Ann. Mus. Roy. de l'Afr. Centr., ser. in-8°, Sci. Zool., No. 153.

Tinbergen, N. (1950): Instinktlehre. Parey, Berlin.

Trewavas, E. (1966): A preliminary review of fishes of the genus Tilapia in the eastward-flowing rivers of Africa, with proposals of two new specific names. Rev. Zool. Bot. Afr. 74, 394 - 424.

Whitehead, R.A. (1962): The life history and breeding habits of the west african Cichlid fish Tilapia mariae and the status of T.meeki. Proc. Zool. Soc. London 139, 535 - 543.

Wickler, W. (1962): Ei-Attrappen und Maulbrüten bei afrikanischen Cichliden. Z. Tierpsychol. 19, 129 - 164.

Ders. (1965): Neue Varianten des Fortpflanzungsverhaltens afrikanischer Cichliden (Pisces, Perciformes). Naturwiss. 52, 219.

Ders. (1966): Über die biologische Bedeutung des Genital-Anhangs der männlichen Tilapia macrochir (Pisces, Cichlidae). Senck. biol. 47, 419 - 427.

Ders. (1966 a): Sexualdimorphismus, Paarbildung und Versteckbrüten bei Cichliden (Pisces: Perciformes). Zool. Jb. Syst. 93, 127 - 138.

Abb. 1

1 Tilapia guineensis

2 Tilapia mariae

3 Tilapia galilaea

4 Tilapia variabilis

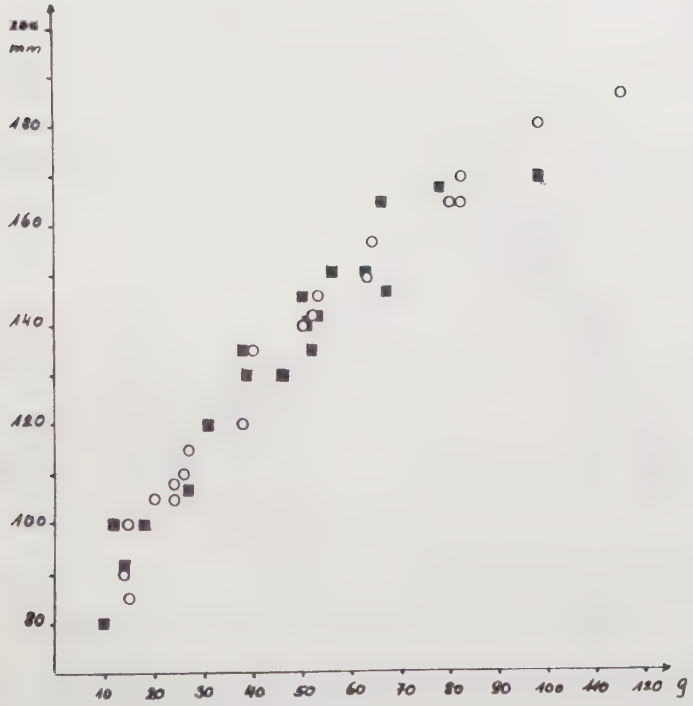

Abb. 2 *Beziehung zwischen Gewicht und Größe bei ♂♂ und ♀♀ von T. guineensis*

○ = ♂
■ = ♀

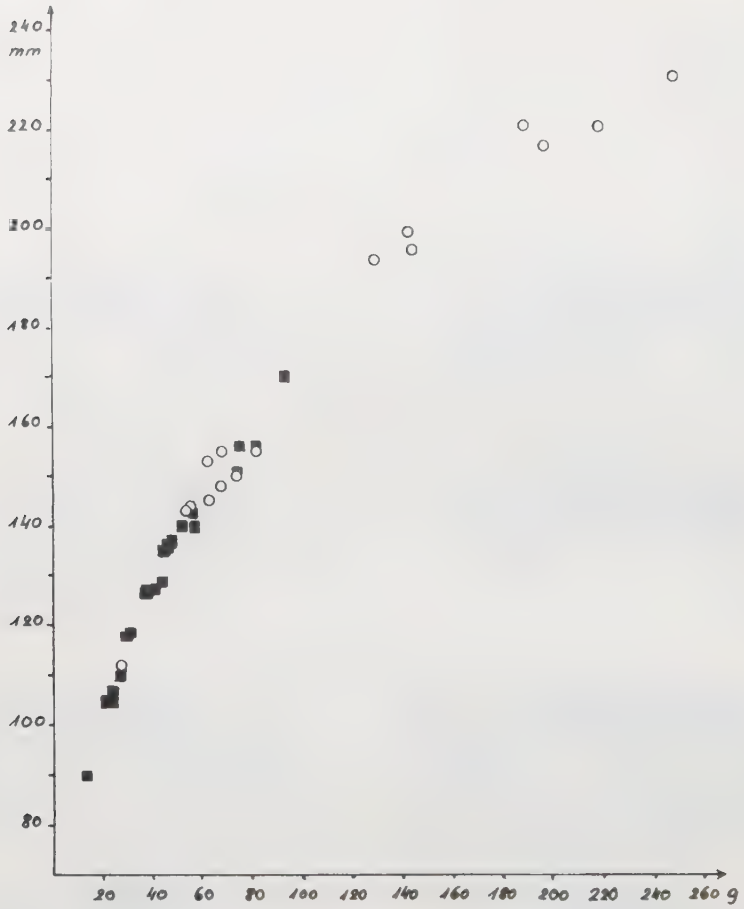

Abb. 3 *Beziehung zwischen Gewicht und Größe bei ♂♂ und ♀♀ von T. mariae.*

○ = ♂

■ = ♀

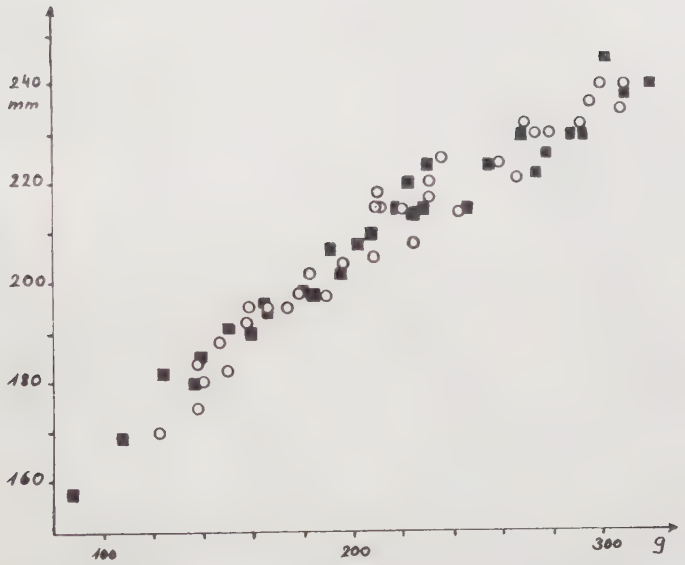

Abb. 4 *Beziehung zwischen Gewicht und Größe bei ♂♂ und ♀♀ von T. galilaea*

○ = ♂
■ = ♀

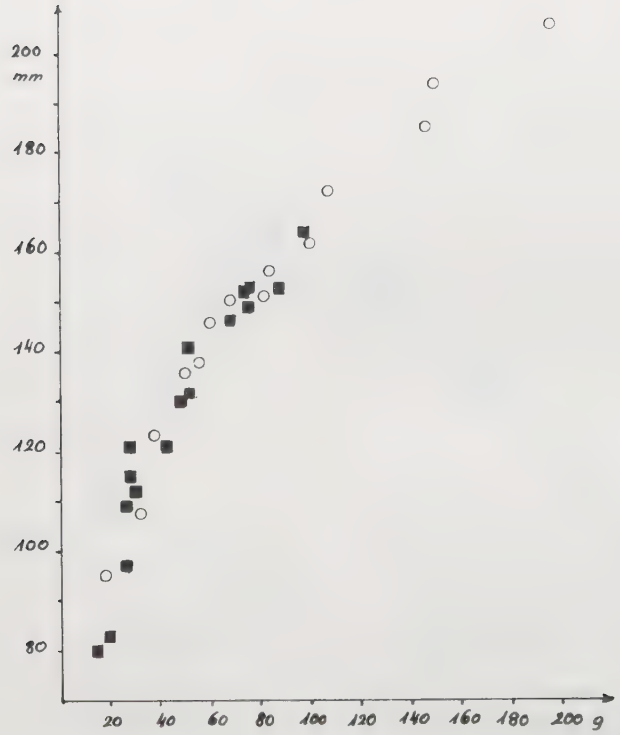

Abb. 5 *Beziehung zwischen Gewicht und Größe bei ♂♂ und ♀♀ von T. variabilis*

○ = ♂
■ = ♀

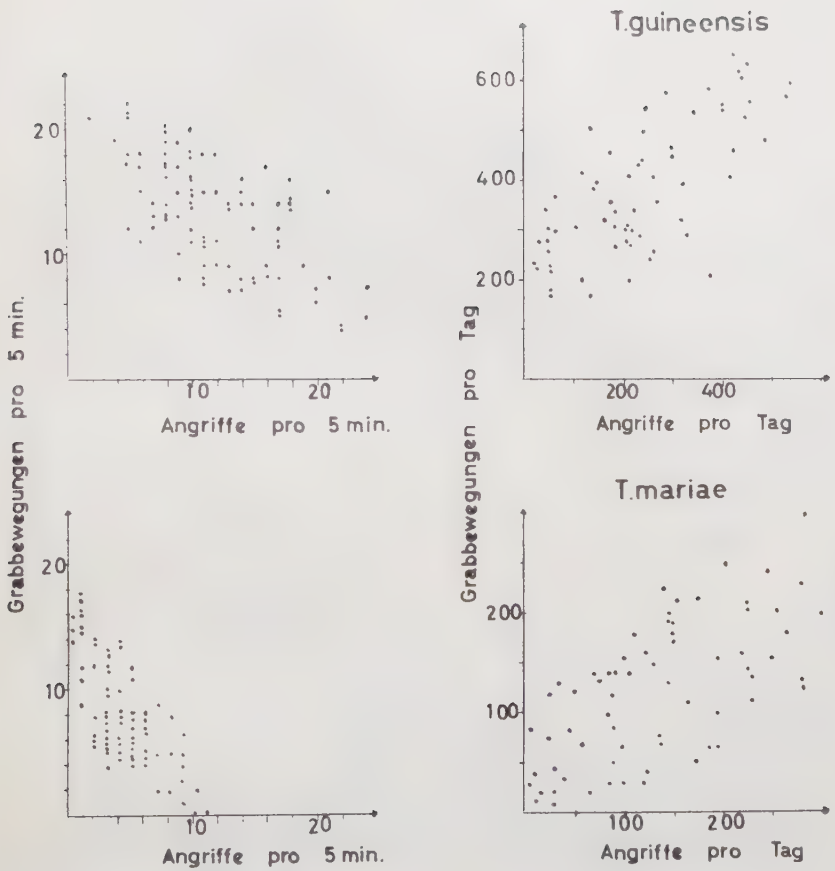

Abb.6 Beziehung zwischen den Grab- und Angriffsbewegungen

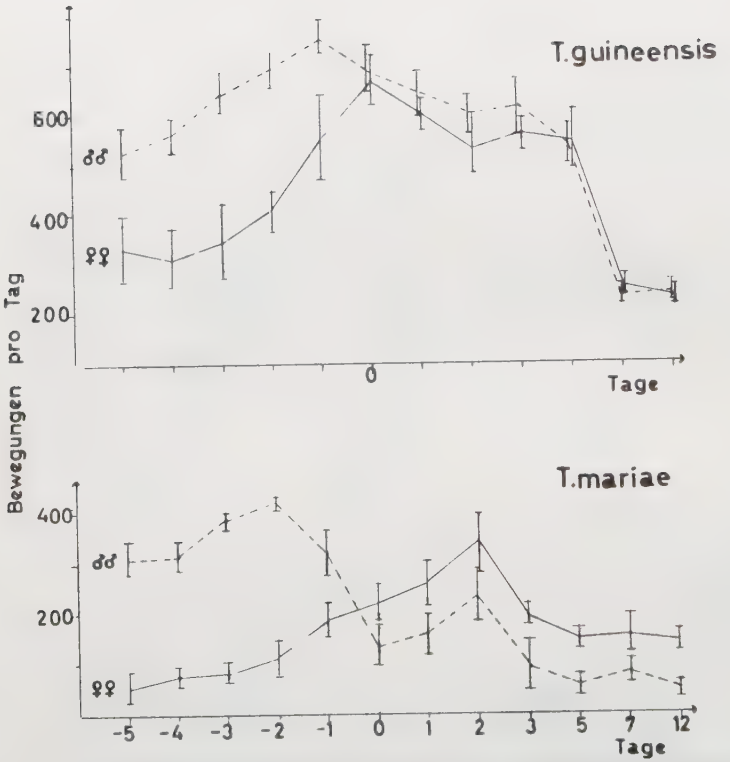

Abb. 7 Mittlere Summe der Grab- und Angriffsbewegungen vor und nach dem Ablaichtag (3 Paare)

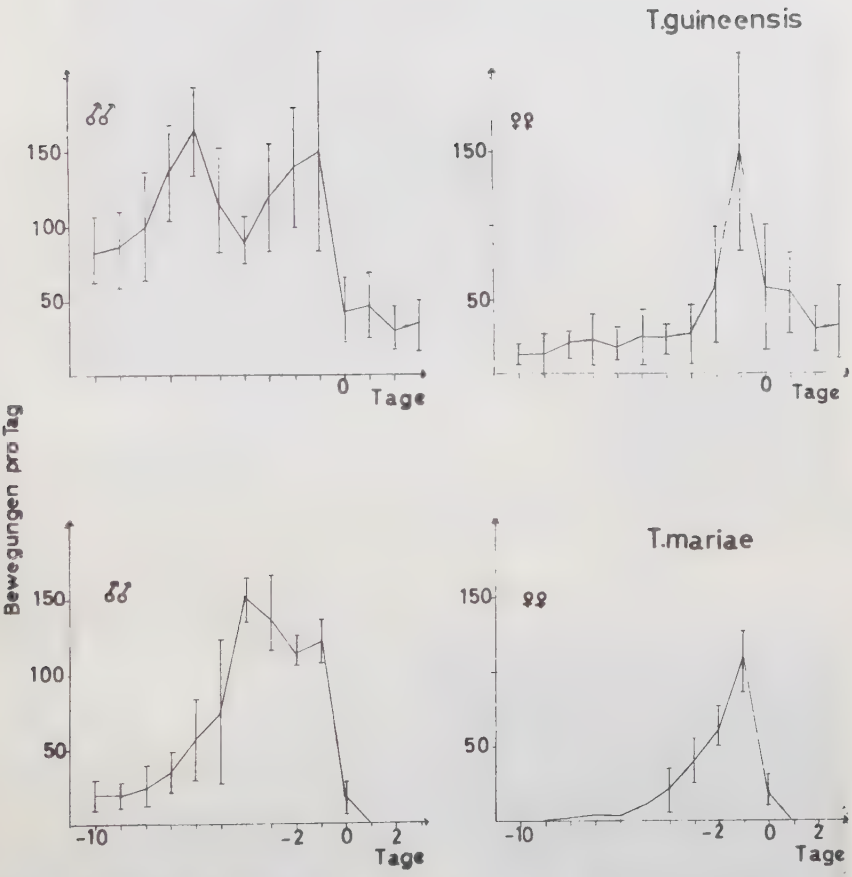

Abb. 8 Körperzitterbewegungen vor und nach dem Ablaichtag (4 Paare)

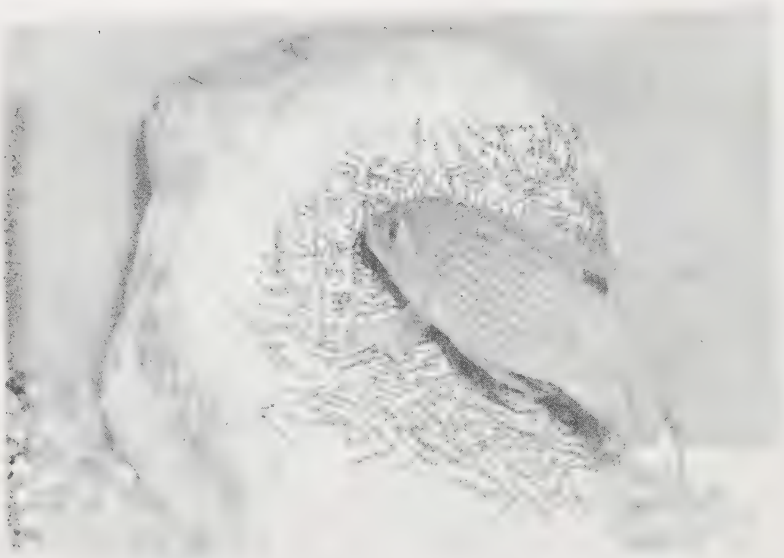

Abb. 9 Das T. guineensis - ♀ befächelt das Gelege

Abb. 10 Das T. mariae - ♀ laicht die Eier an das Dach einer Höhle

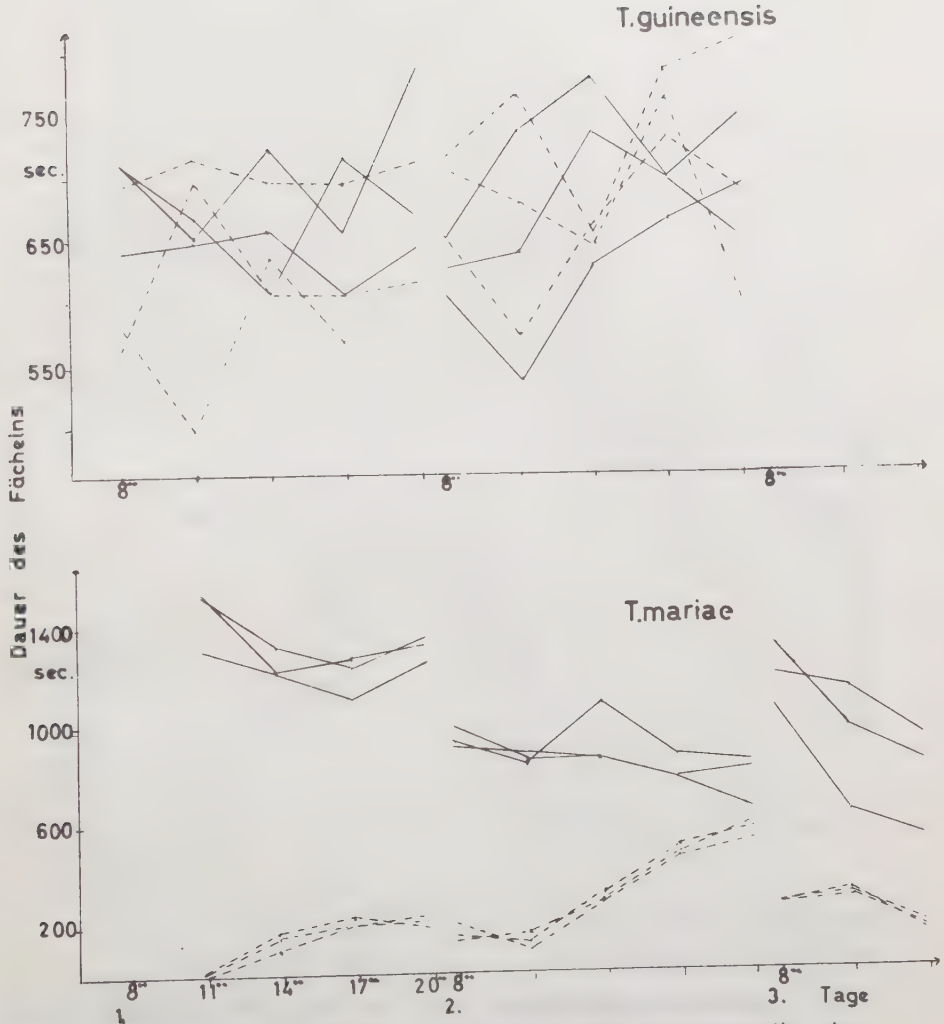

Abb.11 Fächeln am Gelege. Jede Uhrzeit auf der Abszisse gibt den Beginn einer halbstündigen Beobachtung an; darüber die Dauer des Fächelns (3 Paare)

----→ Fächeln der ♂♂
——→ Fächeln der ♀♀

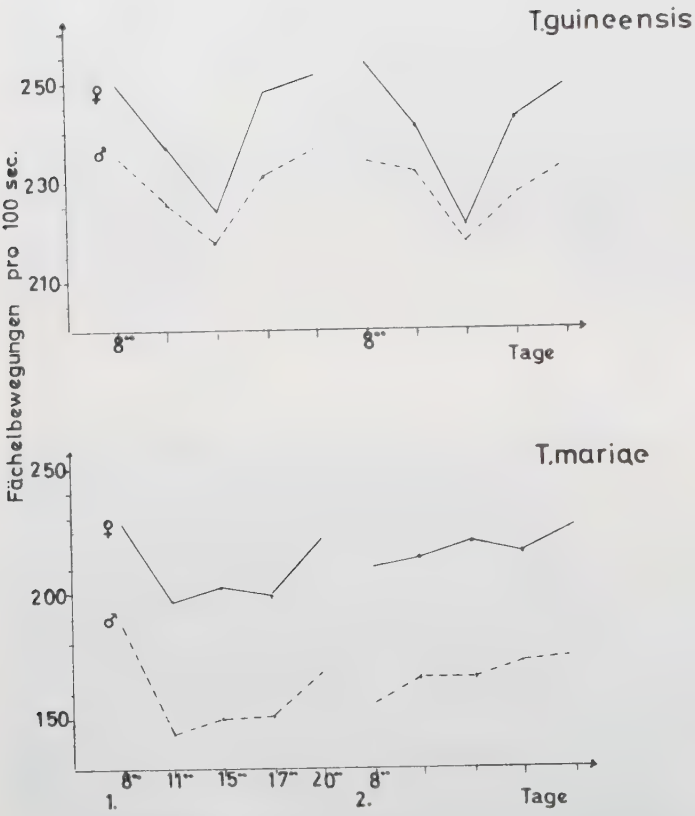

Abb.12 Fächelfrequenz eines Paares im Laufe zweier Tage. Jede Uhrzeit auf der Abszisse gibt den Beginn einer halbstündigen Beobachtung an. Jeder Punkt auf der Ordinate entspricht der durchschnittlichen Fächelfrequenz für die beobachtete Zeit

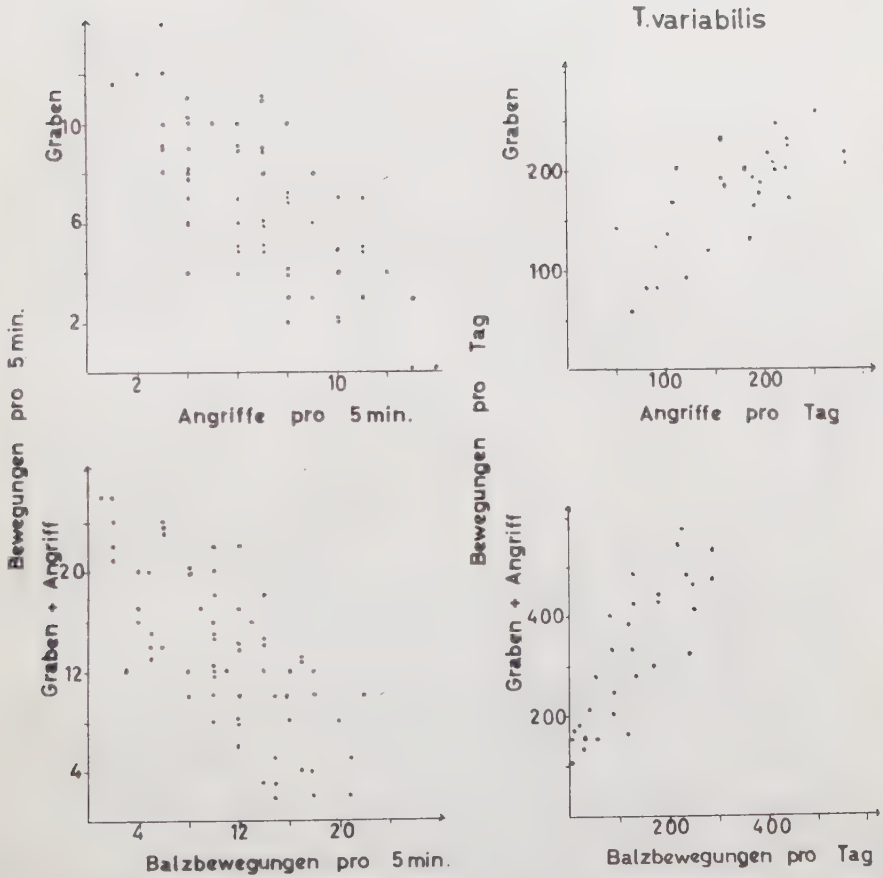

Abb.13 Beziehung zwischen den Grab-, Angriffs- und Balzbewegungen

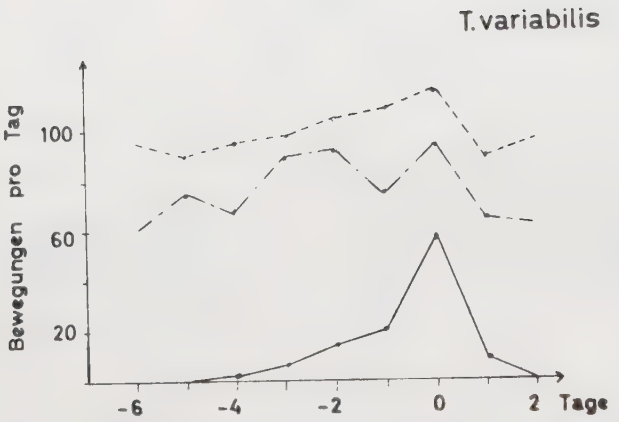

Abb. 14 Summe der Grab- und Angriffsbewegungen dreier Tiere in der Gruppe vor und nach dem Ablaichtag

---→ ♂ mit Laichgrube (Ord. einh. x4)
—·—· ♂ ohne Laichgrube (Ord. einh. x2)
—— ♀

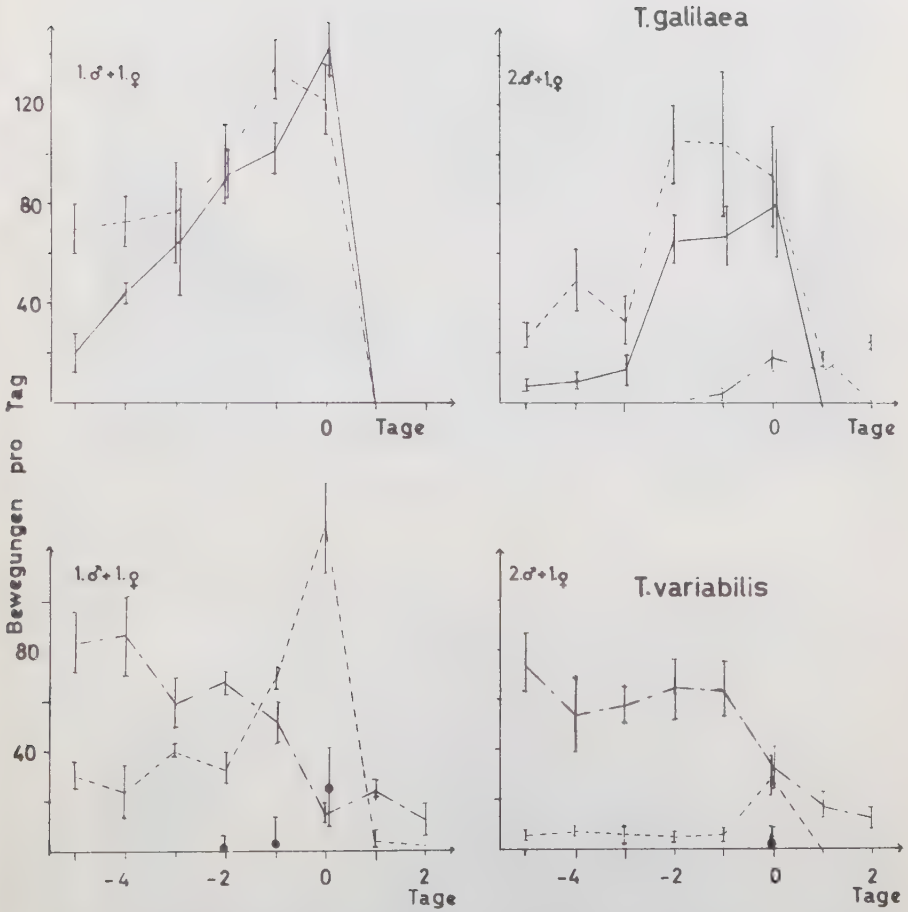

Abb. 15 Beziehung zwischen Balz- und Angriffsverhalten zweier ♂♂ gegenüber einem ♀ vor und nach dem Ablaichtag (3 Paare)

- Balzbewegungen der ♂♂
- Angriffe gegen das ♀
- Balzbewegungen des ♀
- ♀ kommt in die Laichgrube

Abb.16 Die T.galilaea-Eier verkleben zu einem kleinen Häufchen.

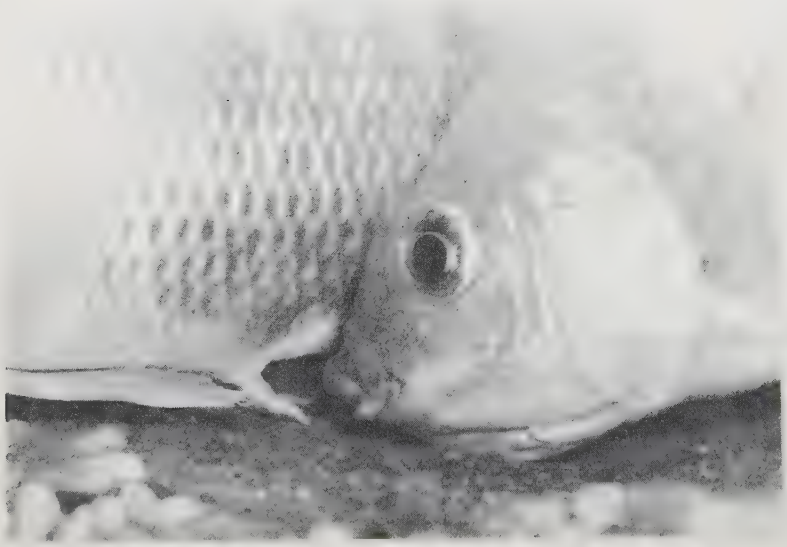

Abb 17 Das T. variabilis-♀ schnappt nach der Genitalpapille des ♂

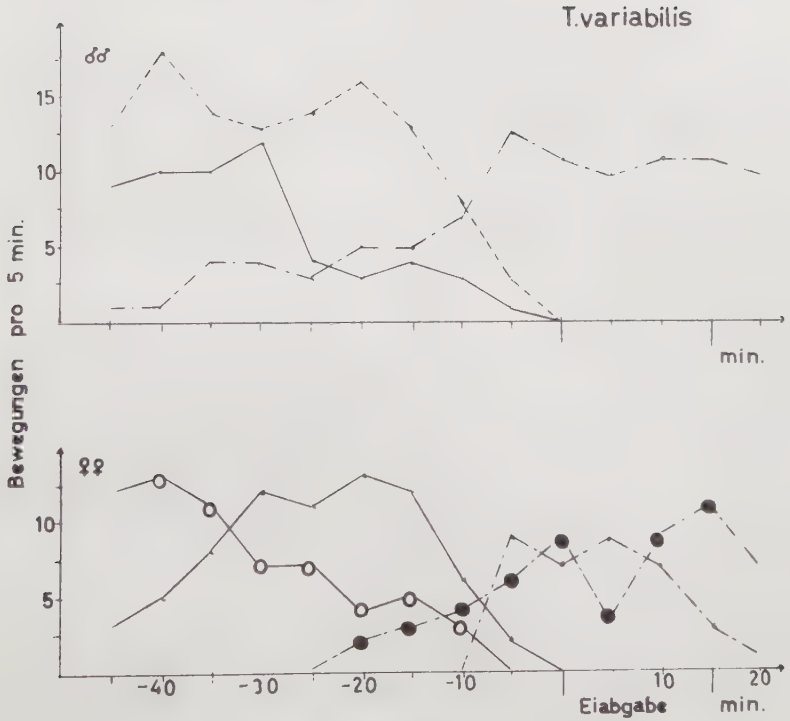

Abb.18 Verhalten während der Laichphase (18 Paare)

- Balzbewegungen
- Grabbewegungen in der Grube
- Laichbewegungen
- Grabbewegungen außerhalb der Grube
- ♀ nimmt die Genitalpapille des ♂

T a b e l l e 1

Übersicht über das quantitative Verhalten von ♂ und ♀ der vier Tilapia-Arten vor und nach der Laichablage.

	Monomorph		Dimorph	
	vor	nach	vor	nach
Substratbr.	♂≠♀	♂=♀	♂≠♀	♂≠♀
	(Offenbrüter)		(Versteckbrüter)	
Maulbr.	♂≠♀	♂=♀	♂≠♀	♂≠♀
	(Maulbrüter im ♂- und ♀-Geschlecht)		(Maulbrüter im ♀-Geschlecht)	

L E B E N S L A U F

Am 5. März 1943 wurde ich in Stuttgart als jüngstes und siebtes Kind des städtischen Sozialamtmanns Otto A p f e l b a c h geboren.
Im Herbst 1950 kam ich in die erste Klasse der Freien Waldorfschule, Stuttgart. Nach 13jähriger Schulzeit legte ich dort 1963 mein Abitur mit Erfolg ab. Mein mündlicher Prüfungstermin wurde jedoch wegen einer dringenden Operation auf den 20. Mai verschoben.
Während der Schulzeit lernte ich in meiner Freizeit das Geigenspiel. In den Schulferien arbeitete ich mehrmals als Erntehelfer. Zweimal volontierte ich auch für mehrere Wochen im Frankfurter Zoo bei Herrn Professor Dr. Grzimek.

Im Sommer 1963 begann ich an der Justus-Liebig-Universität in Gießen mit dem Zoologie-Studium. Zwei Semester arbeitete ich in der Studentischen Selbstverwaltung (ASTA). Während dieser Zeit veranstaltete ich ein studentisches Reitturnier in Kassel, das unter der Schirmherrschaft Seiner Magnifizenz, Herrn Professor Dr. Glathe, stand.
In den ersten Semesterferien war ich bei den Bayer-Werken, Leverkusen, in der biologischen Abteilung tätig, um die Aufgaben eines Industrie-Biologen kennenzulernen. Im Sommer 1965 arbeitete ich im Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie bei Herrn Professor Dr. Lorenz in Seewiesen. Nach einem mehrwöchigen Praktikum wurde mir eine Doktorandenstelle an diesem Institut angeboten, die ich annahm.

Im Sommer 1965 ging ich für zwei Semester zu Herrn Professor Dr. Hassenstein an die Albert-Ludwigs-Universität in Freiburg/Br. Anschließend schrieb ich mich zum Sommer-Semester 1966 an der Ludwig-Maximilians-Universität in München ein.

Nach Abschluß des größten Teils meiner Doktorarbeit vermittelte mir Herr Dr. Wickler für den Sommer 1967 ein sechsmonatiges

Reisestipendium nach Israel und Ost-Afrika, um Freilandbeobachtungen an Fischen auszuführen. Während dieser Reise hielt ich an den Universitäten in Tel-Aviv, Israel, und Nairobi, Kenia, Vorträge.